

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

IMPACT DU BRÛLAGE DIRIGÉ COMME PRÉPARATION DE TERRAIN POUR CONTRER
L'ENTOURBEMENT ET FAVORISER LA CROISSANCE DE L'ÉPINETTE NOIRE DANS LES PESSIÈRES
À MOUSSES PALUDIFIÉES DE LA CEINTURE D'ARGILE.

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉE DE L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR
SÉBASTIEN RENARD

AVRIL 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mes directeurs de maîtrise, Sylvie Gauthier et Yves Bergeron, de m'avoir confié ce projet de recherche ainsi que pour la confiance qu'ils m'ont accordée au cours de sa réalisation. Je voudrais aussi remercier Nicole Fenton et David Paré de m'avoir conseillé et soutenu tout au long de ce projet. Je profite aussi de cette occasion pour remercier particulièrement Ariane Bécharde mon assistante de terrain et de laboratoire pour sa persévérance, son soutien et son enthousiasme.

Un grand merci également à ceux qui m'ont aidés lors du travail de terrain, les étudiants Valentine Lafond et David Lemieux-Bibeau, Chad McQuade et Jeff Leach de Tembec pour leur soutien logistique et leurs conseils, ainsi que tous les gens qui m'ont apporté confort et réconfort dont Réjean et Nicole du Bed and Breakfast Northern Oasis, ainsi que Jeff Thomas et les Junior Rangers du camp Wade Lake en Ontario.

Évidemment une pensée va à mes collègues de la Chaire en Aménagement Forestier Durable et de l'UQAT, notamment Marie-Hélène Longpré, Raynald Julien, Benoit Lafleur et plusieurs autres.

Je tiens aussi à remercier nos partenaires financiers la Forêt Modèle du Lac Abitibi et le programme Enhanced Forest Productivity Science Program of the Forestry Futures Trust sans qui ce travail n'aurait pu être réalisé.

Finalement, je voudrais remercier mes proches, leurs encouragements et leur appui ont su me faire persévérer afin de mener à terme ce projet.

TABLE DES MATIÈRES

Liste des figures	v
Liste des tableaux	vi
Résumé	vii
Introduction générale.....	1
Le processus de paludification dans la ceinture d'argile	3
La dynamique forestière de la pessière à mousse	5
Les opérations sylvicoles dans la ceinture d'argile	8
Chapitre I.....	12
Effects of prescribed burning following clearcutting on paludification and tree growth in black spruce stands on the Ontario Clay Belt.....	12
1.3.1. Study sites	16
1.3.2. Field sampling.....	18
1.3.2.1. Black spruce measurements.....	18
1.3.2.2. Soil measurements.....	18
1.3.2.3. Forest understory characteristics	19
1.3.2.4. Change in the sampling protocol	19
1.3.3. Laboratory analyses	19
1.3.4. Data analyses	20
1.3.4.1. Creation of variables.....	20
1.3.4.2. Statistical analysis	21
1.3.5. Initial conditions:	22
1.4.1. Initial conditions	23
1.4.2. Organic layer depth, quality and quantity, and decomposition state.....	24
1.4.3. Organic soil chemical analyses	25
1.4.4. Forest understory characteristics.....	26
1.4.5. Black spruce growth	27
1.4.6. Density and volume	28
1.5.1. Black spruce growth	29
1.5.2. Organic soil characteristics	31

1.5.3. Understory characteristics	33
Conclusion générale	62
Références	65
Annexe A : Modélisation et analyse de pistes de l'effets des traitements sylvicoles sur la croissance des épinettes noires.	73

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 Organic layer and fibric layer (Of) depth values (log) estimated by mixed models per treatment type.	44
Figure 1.2 pH CaCl ₂ of organic soil estimated values by mixed models per treatment type. .	45
Figure 1.3 CECc of organic soil (log cmol/kg) estimated values by mixed models per treatment type.....	46
Figure 1.4 <i>Sphagnum</i> spp. cover (log transformed) in relation to time since disturbance per treatment type.....	47
Figure 1.5 Allelopathic ericaceous spp. cover (log transformed) in relation to time since disturbance per treatment type.	48
Figure 1.6 Mean height of dominant black spruce (>200cm) in relation to time since disturbance per treatment type.	49
Figure 1.7 Black spruce current growth (CG) for all stems (CG BSp), dominant stems (CG BSp>200) and suppressed stems (CG BSp <200), estimated values by mixed model per treatment type.	50
Figure 1.8 Black spruce density (stems/ha) in relation to time since disturbance per treatment type.....	51
Figure 1.9 Black spruce stand volume (m ³ /ha) in relation to time since disturbance per treatment type.....	52

LISTE DES TABLEAUX

Table 1.1 Description of site characteristics for each treatment type.	53
Table 1.2 Parameters and model estimates for organic soil profiles per treatment type.....	54
Table 1.3 Parameters and model estimates for organic layer acidity, total carbon and nitrogen content (%) per treatment type.	55
Table 1.4 Parameters and model estimates for organic nutrient analysis (CECc, BSc, Ca, Mg, K, P) per treatment type.....	56
Table 1.5 Parameters and model estimates for understory vegetation cover (%) per treatment type.	57
Table 1.6 Parameters and model estimates for black spruce (Bsp) measurements per treatment type.	58
Table 1.7 Parameters and model estimates for black spruce current growth (CG) per treatment type.	59
Table 1.8 Parameters and model estimates for foliar analyses; total nitrogen content (%), carbon nitrogen ratio and phosphorus content (g/Kg) per treatment type.	60
Table 1.9 Parameters and model estimates for black spruce density (stem/ha), stem volume (cm ³) and stand volume (m ³ /ha) per treatment type.	61

RÉSUMÉ

Dans la pessière noire à mousse de la forêt boréale, la succession forestière tend naturellement vers la paludification du sol. La paludification ou l'entourbement est l'accumulation de matière organique peu ou pas décomposée sur le sol minéral. Cette accumulation est due principalement à un bilan hydrique positif qui crée des conditions d'anaérobiose diminuant le taux de décomposition. Les conditions créées par la paludification nuisent à la régénération et à la croissance de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.)), notamment à cause d'une faible disponibilité des nutriments et de la compétition avec les sphaignes, ce qui entraîne avec le vieillissement de la forêt une ouverture de la canopée. Cette ouverture est accompagnée d'une expansion du recouvrement en sphaigne et change la forêt en une tourbière arborée. Le feu, perturbation importante de la forêt boréale, brûle la totalité (ou presque) de la couche organique et le sol perturbé présente alors des conditions favorables pour l'établissement et la croissance de l'épinette noire. La succession forestière peut reprendre, menant au bout d'une cinquantaine d'années à un peuplement équienné fermé, dominé dans les basses terres de la ceinture d'argile par l'épinette noire.

La ceinture d'argile, large bande de 125000 km² au nord-ouest du Québec et nord-est de l'Ontario, est une région particulièrement sujette à la paludification : le sol est majoritairement constitué des dépôts lacustres argileux des lacs proglaciaires Barlow et Ojibway et de till argileux. La topographie ondulée, alternant des plaines et des collines, le drainage généralement faible et le climat froid et humide favorise le bilan hydrique positif à l'origine de la paludification. Cette région soutient une industrie forestière importante qui exploite les peuplements d'épinette noire. Or, les forêts dans la ceinture d'argile sont en grande proportion des forêts matures, voire surannées, dans lesquelles le processus de paludification est déjà avancé. Les pratiques sylvicoles appliquées limitant la perturbation du sol (*Careful Logging Around Advanced Growth* CLAAG) ne semblent pas reproduire les effets du feu notamment au niveau du sol, ce qui augmente le taux de paludification en ouvrant le couvert sans perturber la couche organique et le sous-bois. De plus les coupes CLAAG semblent favoriser l'ensapinage car elles conservent la régénération préétablie de sapin baumier (*Abies balsamea*). Certaines techniques de préparation de terrain qui ont été développés pourraient limiter la paludification. Parmi elles le brûlage dirigé, peu étudié dans les pessières paludifiées en Amérique du Nord et notamment dans la ceinture d'argile, pourrait être une solution pour contrôler la paludification dans le cadre d'un aménagement durable de la forêt boréale. Au travers d'une étude descriptive rétrospective nous avons déterminé l'impact de différents traitements (soit coupe CLAAG, coupe totale d'été et brûlage dirigé après coupe totale d'hiver) sur l'entourbement du sol, l'état du sous-bois et sur la croissance de l'épinette noire.

La comparaison de variables de paludification du sol (par exemple l'épaisseur de la couche organique) entre les différents traitements montre que la coupe totale et le brûlage dirigé après coupe perturbent la couche organique ce qui réduit la paludification du sol comparativement à la coupe CLAAG. En outre le brûlage dirigé a des effets positifs plus prononcés sur la chimie des sols que la coupe totale. De même la comparaison de la composition du sous-bois montre que le brûlage dirigé contrôle le recouvrement en sphaigne

et semble être capable de diminuer le recouvrement en éricacées. Aussi, le recouvrement en sapin baumier est diminué par l'application d'un brûlage dirigé. L'étude des taux de croissance nous a révélé une meilleure croissance de l'épinette noire suivant le traitement brûlage dirigé comparativement aux autres traitements étudiés. Le brûlage dirigé après coupe présente donc un fort potentiel comme préparation de terrain sur les sites paludifiés de la ceinture d'argile : non seulement il semble améliorer la production ligneuse mais son homologie avec le feu naturel permet au brûlage de restaurer certains mécanismes écologiques nécessaires à la conservation des attributs écosystémiques de la forêt boréale.

Mots clés : brûlage dirigé; coupe forestière; paludification; *Picea mariana*; préparation de terrain; sol organique; sphaigne.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Contexte de l'étude:

La forêt boréale de l'Est canadien soutient une industrie forestière importante (Service canadien des Forêts 2009). La politique forestière fédérale et provinciale s'inscrit dans une optique d'aménagement forestier durable devant assurer pour les générations futures une exploitation forestière soutenue tout en préservant les fonctions écologiques et sociales de la forêt. Le secteur forestier doit donc faire face à une demande en matériel ligneux tout en respectant les principes d'aménagement forestier durable (Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise 2004).

Afin de répondre à la demande en bois, les exploitations se sont progressivement déplacées dans le nord de la forêt commerciale, atteignant le domaine bioclimatique de la pessière d'épinette noire à mousse (De Grandpré et al. 2003; Grondin 1996). Plus particulièrement, les industries forestières aménagent les pessières noires à mousse de la ceinture d'argile, large bande de 125 000 km² étalée entre le nord-ouest du Québec et le nord-est de l'Ontario. Les caractéristiques de la ceinture d'argile, notamment la topographie et la pédologie, font en sorte qu'une grande proportion des peuplements d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.)) sont paludifiées (Prévost et al. 2001). Ces forêts sont soumises à un processus naturel de paludification, qui pose plusieurs défis à l'industrie forestière.

Problématique :

La paludification forestière est un phénomène naturel dans la forêt boréale. La paludification est due, avant tout, à la saturation du sol en eau, conduisant à un milieu anaérobie froid, qui diminue l'activité microbiologique (Fenton et al. 2005; Lavoie 2005). Ces conditions anoxiques réduisent le taux d'humification de la matière organique et le taux

de croissance des arbres (Crawford et al. 2003). Ce processus de paludification du sol forestier est particulièrement intense dans la ceinture d'argile, grand territoire de 125 000 km² au nord du Québec et de l'Ontario: sa topographie, principalement plane, ondulée de quelques collines, et la composition argileuse du sol y diminuent les capacités de drainage du sol dans les basses terres, ce qui conduit à la création de tourbières. D'une part, l'accumulation d'eau de pluie dans des cuvettes mène à des tourbières de type ombrotrophe (Payette 2001). D'autre part, la litière acide de l'épinette noire (Prescott et al. 2000; Weber and Van Cleve 1981) ainsi que l'accumulation verticale des sphaignes (Viereck et al. 1993) favorise la paludification le long de la succession forestière en diminuant le taux d'humification de la matière organique. La paludification dans la ceinture d'argile est donc contrôlée par des facteurs édaphiques et biologiques. L'augmentation de l'humidité du sol semble être le facteur le plus important de la paludification (Fenton 2006) et qui influe sur la croissance de l'épinette noire. Par exemple, le manque d'oxygène dû à la nappe phréatique de surface entraîne la remontée des racines vers la couche oxygénée, ce qui modifie l'allocation de carbone de l'arbre. La paludification a un impact négatif bien connu sur la productivité forestière (Simard et al. 2007b), pouvant entraîner un recul de la forêt dense (Crawford et al. 2003). Les conditions d'anaérobiose créées dans les sites paludifiés (Roy et al. 1999) et la faible disponibilité en éléments nutritifs (Lavoie et al. 2007c) affectent la croissance de l'épinette noire. Notons que dans le contexte de notre étude, nous parlons de productivité forestière en tant qu'accroissement du volume ligneux.

La dynamique forestière de la forêt boréale est influencée par le feu, celui-ci étant la perturbation majeure dynamisant le système (Bergeron et al. 2001). Un feu sévère dans la cime et au niveau du sol va ramener la succession forestière au début créant un peuplement équienné (Ryan 2002). La combustion de la matière organique aurait un effet positif sur la productivité forestière (Brais et al. 2000) notamment par rapport au cycle des nutriments. Dans le cadre de l'aménagement forestier écosystémique, afin de limiter la différence entre les perturbations naturelles et anthropiques, les pratiques sylvicoles visent à reproduire les effets d'un feu sévère. Or, il est admis que les opérations forestières actuelles dans les forêts paludifiées ne reproduisent pas les effets du feu sur le sol et le sous-bois, en particulier dans la ceinture d'argile (Fenton et al. 2005; Lavoie et al. 2005; Simard et al. 2009). Cet impact

limité sur le sol favorise la paludification qui a déjà lieu naturellement, ce qui mène à une perte de potentiel forestier.

L'utilisation de techniques de préparation qui perturbent le sol sévèrement tels le scarifiage et le brûlage dirigé peuvent améliorer la productivité forestière (Prévost and Dumais 2003) en diminuant l'épaisseur de la couche organique où les plantes s'enracinent et en réactivant l'activité microbienne. De plus, le brûlage dirigé pourrait réduire, ou du moins limiter, la paludification (Lavoie et al. 2005). Néanmoins, cela n'a pas été confirmé dans les peuplements d'épinette noire de la ceinture d'argile.

L'étude proposée ici s'inscrit donc dans cette problématique. Le projet de recherche a pour but, au moyen d'une étude rétrospective, d'évaluer l'impact à moyen terme de différents traitements sylvicoles sur la productivité forestière et le processus de paludification. Nos objectifs généraux sont de comparer l'effet de différents traitements sylvicoles sur l'état de paludification du sol, du sous-bois ainsi que sur la croissance de l'épinette noire.

État des connaissances :

Le processus de paludification dans la ceinture d'argile

Dans la région de la ceinture d'argile, la paludification est un processus écologique important (Fenton et al. 2005; Simard et al. 2009). La paludification est le développement d'une épaisse couche de matière organique menant à la formation d'une tourbière (Payette and Rochefort 2001). La décomposition est plus lente que la production de litière et l'accumulation de matière organique non décomposée mène à la tourbière. Ce phénomène dépend de deux mécanismes majeurs: la paludification édaphique et la paludification successionale.

La paludification édaphique est causée par la topographie du site et les propriétés imperméables de l'horizon minéral limono-argileux. La rétention d'eau de pluie dans une

cuvette conduit à la création d'une tourbière ombrotrophe (Payette 2001). C'est un processus dit allogénique (i.e. influencé par des facteurs externes à l'écosystème).

La paludification successioneelle provient de la succession de la couverture végétale en forêt qui conduit à une tourbière minérotrophe. L'accumulation verticale des mousses et sphaignes non décomposées augmente l'humidité du sol, créant un milieu anaérobie qui limite la décomposition (Fenton and Bergeron 2006). Également, les éricacées ont un effet négatif sur le taux de minéralisation de la matière organique qui ralentit sa décomposition (Bloom and Mallik 2006). Le modèle de succession des plantes du sous-bois semble suivre le modèle de facilitation (Fenton and Bergeron 2006), où la dynamique des sphaignes est dépendante de la remontée de la nappe phréatique. La paludification successioneelle est donc un processus dit autogénique (i.e. influencé par des facteurs internes à l'écosystème).

Les deux modes de paludification retrouvés dans la pessière à mousse de la ceinture d'argile se distinguent difficilement. Or, un peuplement subissant une paludification successioneelle perd de son potentiel de production forestière au fil du temps mais l'aménagiste forestier, grâce à un traitement sylvicole adapté, pourrait limiter voire annuler le processus de paludification, tandis qu'une tourbière forestière ombrotrophe est et restera toujours improductive.

La croissance de l'épinette noire est influencée négativement par l'accumulation de matière organique (Prévost et al. 2001), l'augmentation de l'humidité du sol et la colonisation par les mousses et sphaignes (Fenton et al. 2005; Lavoie 2005). Les conditions d'anaérobiose du sol diminuent le taux d'humification de la matière organique et la disponibilité des nutriments (Roy et al. 1999) en limitant l'activité microbienne et celle de la pédofaune (Prescott et al. 2000). La croissance des tiges mais aussi la qualité du substrat de germination de l'épinette noire en sont affectées (Lavoie et al. 2007c). L'épinette noire est une espèce tolérante à l'ombre, capable de germer sur la plupart des substrats mais ayant une préférence pour les lits de germinations humides : substrat minéral, lit de mousses hypnacées (en particulier *Pleurozium schreberi*) et lit de sphaignes (*Sphagnum* spp) (Lavoie et al. 2007a). Sur le substrat minéral imperméable à l'eau (argile et limon), les graines sont plus exposées au stress hydrique soit la dessiccation en période de sécheresse ou le pourrissement lors des

épisodes pluvieux (Greene et al. 1999). Les tapis de mousse sont de bons substrats de germination, car la croissance des racines demande beaucoup d'eau et peu de résistance. Néanmoins une fois le système racinaire établi, c'est plus le régime hydrique que la disponibilité en nutriments qui va influencer la croissance de l'épinette noire (Jeglum 1974).

Le type de substrat a un impact sur la croissance de *Picea mariana* : la croissance des semis est meilleure sur les mousses hypnacées (en particulier *Pleurozium schreberi*) que sur les sphaignes (Lavoie et al. 2007c; Munson and Timmer 1989). Cette croissance accrue sur *Pleurozium schreberi* est associée à un meilleur taux de décomposition et à une plus grande disponibilité des nutriments (Klenk 2001). Le taux d'accroissement des semis a aussi été relié négativement à la profondeur de la matière organique (Johnstone and Chapin 2006; Simard et al. 2007a), l'augmentation de la profondeur de tourbe étant corrélée à une faible croissance de l'épinette noire à cause notamment de la rétention de l'eau dans la matière organique fibrique (Fenton et al. 2007; Jeglum 1974). Au travers de l'établissement des semis et de la croissance des tiges, la paludification a un impact déterminant sur la succession forestière de la pessière de la ceinture d'argile.

La dynamique forestière de la pessière à mousse

La dynamique forestière est le processus d'évolution d'une forêt. C'est le résultat de l'interaction des processus de succession végétale et de la dynamique des perturbations forestières. Le feu est la perturbation primaire dominante dans la forêt boréale (Bergeron et al. 1999). Les forêts de la ceinture d'argile ont un cycle du feu historique allant de 139 à 172 ans (Bergeron et al. 2001). Dans cette région, les forêts anciennes représentent donc une partie importante de la mosaïque forestière et sont principalement des pessières noire à mousse. Au cours du siècle dernier, un allongement de la périodicité des feux a également été observé (Lesieur et al. 2002), menant naturellement à une plus grande proportion de vieilles forêts. Or, le vieillissement de la pessière à mousse entraîne un changement des espèces du sous-bois : l'ouverture de la canopée par sénescence et perturbations secondaires permet la colonisation du sous bois par les sphaignes, la pessière noire à mousse devient donc une pessière noire à sphaigne sur sol organique (Fenton et al. 2005).

Les feux de forêts varient en taille et en sévérité (Johnstone et al. 2004; Kasischke and Johnstone 2005), cette variabilité influence la succession forestière après perturbation (Bergeron et al. 2004), impliquant des successions végétales différentes. La sévérité d'un feu se mesure par l'impact sur les organismes vivants et sur la profondeur de couche organique consumée (Vaillancourt et al. 2008). Un feu sévère va non seulement brûler la strate arborée, mais consumera la couche organique en profondeur, parfois jusqu'à l'horizon minéral, tandis qu'un feu de faible sévérité ne consumera qu'une petite partie du sol organique (Miyaniishi 2001; Miyaniishi and Johnson 2002).

La structure équiennne des peuplements naturels et la composition dominée par une espèce adaptée au cycle de feu, illustre la sévérité naturelle des feux en forêt boréale (De Grandpré et al. 2000). Les espèces pionnières vont profiter du substrat de germination après feu et selon le type de substrat, différentes successions secondaires se déroulent jusqu'au feu suivant (Lecomte and Bergeron 2005). Dans les basses terres, c'est souvent l'épinette noire qui s'installe après un feu sévère. L'épinette noire est une espèce adaptée au feu (Farrar 1996), par exemple ses cônes semi-sérotineux s'ouvrent lors d'un feu. Les graines ne se dispersent pas loin, deux fois la hauteur du houppier (LeBarron 1939) et la germination est meilleure sur les sites brûlés (i.e. substrat minéral et fine couche de matière organique résiduelle) (Jayen et al. 2006). Les mousses pionnières (par exemple *Polytrichum* spp.) sont de bons substrats de germination pour l'épinette. Les mousses hypnacées sont aussi de bons substrats de germination mais colonisent moins rapidement après feu sévères soit environ une cinquantaine d'années (Nguyen-Xuan et al. 2000). S'il n'y a pas de feu pendant 100 ans, les marcottes d'épinettes noires remplacent peu à peu les épinettes de la première cohorte, le peuplement passant d'une structure équiennne à canopée fermée à une structure inéquiennne ouverte. De plus le sapin baumier (*Abies balsamea*), espèce tolérante à l'ombre, s'établit sous couvert de l'épinette. Parallèlement, la matière organique s'accumule et on passe d'un parterre de mousses hypnacées à un parterre de sphaignes associé à l'ouverture de la canopée. Sans feu durant un autre siècle, on assiste encore à du recrutement d'épinette noire mais les individus installés longtemps après feu ne disposent pas des conditions optimales pour croître (Fenton et al. 2005; Lecomte et al. 2006).

Les feux intenses induisent une succession particulière au niveau de la strate arborée comme au niveau du parterre forestier. La combustion du sol organique, en libérant des nutriments (Brais et al. 2000; Duchesne and Wetzel 1999) et en réduisant l'humidité du sol permettrait une meilleure germination, particulièrement si une grande partie de la matière organique est brûlée (Johnstone and Chapin 2006). La couche organique se consume par incandescence à cause de la forte teneur en lignine présente dans la couche organique (Miyaniishi 2001). Ce type de combustion est très lent et varie en fonction de la composition de la tourbe et de son taux d'humidité, créant des conditions variant d'un microsite à un autre. Dans les peuplements paludifiés, un feu sévère diminue l'état de paludification : il réduit l'épaisseur de matière organique (Fenton et al. 2005), modifie les conditions biochimiques du sol comme le pH et la concentration en nutriments (Kranabetter and Macada 1998; Pietikainen and Fritze 1995), assèche la couche organique superficielle, réactive la décomposition microbienne et augmente la température du sol (O'Neill et al. 2006).

Sur les sites où le feu est moins sévère au niveau du sol, dit de faible sévérité, la succession végétale ne suit pas la même évolution, en particulier au niveau de la structure du peuplement. Un feu peu sévère laisse une couche importante de matière organique (Zoltai et al. 1998). Or, la germination de l'épinette noire est moins bonne sur les substrats organiques (Jayen et al. 2006; Lavoie 2005) car les nutriments sont moins disponibles et le sol est froid et humide tandis qu'après feu sévère, le sol minéral et la matière organique fibrique brûlée peuvent être de bons substrats de germination (Greene et al. 2004). Néanmoins après un feu peu sévère, les colonies de sphaignes sont capables de recoloniser très vite le parterre forestier (Fenton et al. 2005; Kuhry 1994), influençant négativement l'émergence des épinettes noires et leur croissance. Les bryophytes peuvent croître à partir des résidus survivants restés sous la couche brûlée (Clymo and Duckett 1986) ou dans des microsites non brûlés. Les éricacées, favorisées par leurs rhizomes profondément enfouis dans la couche de matière organique (Schimmel and Granstrom 1996), sont avantagées par rapport aux semis d'épinettes. Finalement, un feu modéré, en ne réduisant que superficiellement la couche de matière organique, ne va pas relâcher une grande quantité de nutriment ni réactiver l'activité microbienne, ce qui devrait conduire à une faible productivité forestière (Simard et al. 2007b). La paludification serait donc accélérée par les feux modérés, comparativement aux

feux sévères, en favorisant les espèces de sous-bois de fin de succession (particulièrement des sphaignes) et en accélérant l'ouverture de la canopée (Lecomte et al. 2005). Or, dans le cadre de l'aménagement durable des forêts, les pratiques sylvicoles s'inspirent des perturbations naturelles de la forêt boréale, notamment le feu. Toutefois les pratiques actuelles ne semblent pas permettre de réaliser pleinement cet objectif dans les forêts de la ceinture d'argile (Fenton et al. 2009).

Les opérations sylvicoles dans la ceinture d'argile

La récolte de la pessière noire à mousse a connu plusieurs types de coupe, évoluant avec la technique, la demande en bois et les préoccupations sur les impacts environnementaux. Dans la ceinture d'argile, la récolte a d'abord été artisanale et sélective (Lefort et al. 2002) puis dans les années cinquante, la mécanisation est apparue dans les opérations sylvicoles qui dès lors ont pris de l'ampleur.

À l'origine, les peuplements d'épinettes noires étaient récoltés en hiver à cause de la faible capacité portante des sols en été. L'augmentation de la demande en cellulose pour les industries de pâtes à papier a nécessité un apport continu en bois et l'amélioration des machines sylvicoles ont permis de récolter toute l'année (Prévost et al. 2001). Ces coupes totales d'été créaient une perturbation importante, d'une part à cause de l'impact de l'équipement sur le sol mais aussi par le retrait des arbres responsables d'une grande partie de l'évapotranspiration. L'impact de la machinerie sur le sol (compactage, orniérage) et sur la régénération (destruction des pousses, perturbation du lit de germination, retrait des tiges semencières) a poussé les aménagistes forestiers à modifier leurs pratiques, car la production à long terme était menacée (Groot and Adams 2005). Ainsi en Ontario comme au Québec, des Coupes avec Protection de la Régénération et du Sol (CPRS, en anglais CLAAG Careful Logging Around Advanced Growth) ont été mis en place et généralisée dans la forêt boréale (Lefort et al. 2002). La machinerie fut équipée avec des pneus à haute flottaison et le

déplacement des engins est limité. De plus, dans les peuplements sur sol organique les opérations ont été concentrées en hiver.

Malgré cela, les sites paludifiés, ou en cours de paludification, récoltés semblent perdre en productivité. Le retrait de la couche arborée et conséquemment des phénomènes d'interception et d'évapotranspiration causent une remontée de la nappe phréatique de surface (Dubé and Plamondon 1995) malgré le drainage biologique créé par les tiges conservées sur le site (Jutras et al. 2006). La conductivité hydraulique plus faible de la couche organique fibrique et mésique (peu décomposée) augmentent le temps de rétention de l'eau dans les couches supérieures de la couche organique (Paavilainen and Päiväinen 1995). Cette augmentation de l'humidité du sol favorise la colonisation par les sphaignes et les éricacées (Fenton et al. 2005), augmentant la paludification. Les pratiques de coupes actuelles telle la CLAAG dans les peuplements paludifiés ne perturbent peu ou pas le sol (Fenton et al. 2005; Lavoie et al. 2005; Simard et al. 2009) mettant en danger le potentiel forestier futur. De plus les coupes avec protection de la régénération semblent favoriser l'ensapinage des forêts car elles conservent les sapins baumiers établis sous couvert (De Grandpré et al. 2003), réduisant d'autant plus le volume d'épinette disponible pour l'industrie forestière.

Afin de parer à ce problème, différentes techniques de préparation de terrain ont été développées : le drainage a été très utilisé dans les pays scandinaves pour assécher le sol (Uotila et al. 2005) et ainsi augmenter la régénération du pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.). En Amérique du Nord, le scarifiage qui ameublit mécaniquement une partie de la couche de matière organique semble être un bon moyen d'améliorer la régénération de l'épinette noire (Chen and Wang 2006; Groot and Adams 2005) en diminuant l'épaisseur de la couche de matière organique et en augmentant la température du sol par exposition au soleil, ce qui augmente la décomposition de la couche organique.

Une autre alternative aux traitements mécaniques de préparation du sol est le brûlage dirigé après coupe totale. Il s'agit de l'application d'un feu contrôlé dans une zone spécifique pour répondre à des attentes de gestion. Peu appliqué dans la pessière à mousse en Amérique du Nord (Fenton et al. 2009), le brûlage dirigé a été un peu plus expérimenté en Scandinavie (Parviainen 1996; Pietikainen and Fritze 1995). Le brûlage dirigé étant plus similaire à la

perturbation naturelle (Kuuluvainen et al. 2002), il réduirait la couche de matière organique (McRae et al. 2001), diminuerait le taux d'humidité du sol et pourrait améliorer la libération des nutriments par minéralisation. De plus, le brûlage dirigé amoindrirait les espèces concurrentes de l'épinette (Nguyen-Xuan et al. 2000) et créerait un meilleur lit de germination pour l'épinette noire (Lavoie et al. 2007b). Le brûlage dirigé a donc le potentiel de limiter la paludification et ainsi d'augmenter la croissance de l'épinette noire.

Objectifs et hypothèses :

À notre connaissance, peu d'études ont visé à établir l'impact des pratiques sylvicoles sur la paludification et la croissance de l'épinette noire à moyen terme dans la pessière noire à mousse de la ceinture d'argile (Chen and Wang 2006; Lavoie et al. 2005). Dans un contexte d'aménagement durable de la forêt boréale, l'évaluation des pratiques sylvicoles est nécessaire à la bonification de l'aménagement forestier.

L'objectif général de ce mémoire est de comparer l'effet à moyen terme de différentes pratiques sylvicoles, soit la CLAAG, la coupe totale d'été et la coupe totale d'hiver suivie d'un brûlage dirigé. À l'aide d'une approche rétrospective, nous allons comparer l'impact de ces traitements sur le sol organique, le sous-bois et la croissance de l'épinette noire. La première hypothèse de recherche est que les traitements perturbant le sol vont améliorer les conditions physique et chimique de la couche organique. Cette hypothèse se ventile en trois sous hypothèses : comparativement à la CLAAG, la coupe totale d'été et la coupe totale d'hiver suivie de brûlage dirigé vont 1) réduire l'épaisseur de la couche organique; 2) augmenter l'état de décomposition de la couche organique; et 3) améliorer l'état chimique de la couche organique. La deuxième hypothèse que nous cherchons à tester est que le brûlage dirigé limite l'invasion du parterre de coupe par les sphaignes, les éricacées et réduit l'ensapinage comparativement à la coupe totale ou la CLAAG. La troisième hypothèse de travail est que la perturbation du sol et/ou du sous-bois va améliorer la croissance de l'épinette noire. Ainsi, comparativement à la CLAAG, la coupe totale d'été et la coupe totale

d'hiver suivie d'un brûlage dirigé vont favoriser la croissance de l'épinette noire (hauteur, DHP). De par les effets mécaniques de la coupe totale et les effets biochimiques du brûlage dirigé, nous nous attendons à observer des effets sur le sol et le sous-bois différents entre ces deux traitements, se répercutant dans les effets sur la croissance de l'épinette noire.

Le corps du mémoire est présenté sous forme d'article au chapitre 1. Ce chapitre est suivi d'une conclusion générale et d'une annexe portant sur l'étude des microsites de croissances de l'épinette noire en fonction du type de traitement.

CHAPITRE 1

EFFECTS OF PRESCRIBED BURNING FOLLOWING CLEARCUTTING ON PALUDIFICATION AND TREE GROWTH IN BLACK SPRUCE STANDS ON THE ONTARIO CLAY BELT.

Sébastien Renard, Sylvie Gauthier, Nicole Fenton, Yves Bergeron and David Paré.

1.1. Abstract

Paludification, the accumulation of poorly decomposed organic matter mainly originating from bryophytes, transforms black spruce forests into forested peatlands in the prolonged absence of fire. High-severity wildfires reverse this process by burning the organic matter layer and restarting forest succession. In contrast low severity wildfires remove only the tree layer and do not reduce the peat depth. In the Clay Belt region of Eastern Canada, a large physiogeographic area prone to paludification due to its cold climate and poor drainage, current forest harvest practices (particularly Careful Logging Around Advanced Growth; CLAAG) create effects similar to low severity fires by removing trees while lacking to disturb the forest floor and soil disturbances caused by fire. Clearcut (CC) was the type of harvest formerly employed, but soil disturbance and the economy of using pre-established regeneration drove forest managers to use CLAAG. Historically, prescribed burning after clearcut (CC-PB) was used as a site preparation technique, and may also be used for controlling paludification as it burns part of the organic soil layer and enhances soil fertility by releasing nutrients. Using a retrospective approach, our study examines three hypotheses: compared to CLAAG, CC and CC-PB 1) have positive effects on soil conditions, 2) control *Sphagnum* spp. and ericaceous shrub colonisation as well as reduces balsam fir quantity and 3) result in better black spruce growth, although with different effects due to the nature of the disturbance i.e. mechanical for CC and biochemical for CC-PB. We sampled 24 sites, using ecological forest classification and harvest records to ensure site equivalency. Compared to CLAAG, our results show a significant positive effect of CC and CC-PB on soil decomposition. Furthermore CC-PB has more effects on pH values than CLAAG and CC. CC-PB reduces *Sphagnum* spp. cover and temporarily controls ericaceous shrubs. Also CC-PB reduces balsam fir cover. Current black spruce growth rate is higher on CC-PB and CC sites than on CLAAG sites, and the mean dominant tree height in relation to time since disturbance is higher on CC-PB sites than on CLAAG and CC sites. Our results show that severe treatments (CC and CC-PB) are beneficial to black spruce growth, but that CC-PB increases organic layer pH and reduces sphagnum cover while clearcutting alone does not. While not a high severity fire, prescribed burning after a clearcut in paludified stands on the Clay Belt emulates some of its effects. Therefore we conclude that unlike CLAAG, prescribed burning after clearcut facilitates the development of unpaludified stands in a managed landscape.

Key words: black spruce ; growth ; harvesting ; organic layer ; paludification; prescribed burn; site preparation; *Sphagnum* spp.

Résumé

L'accumulation de matière organique mal décomposée sur le sol forestier, phénomène appelé paludification, transforme peu à peu les pessières noires en tourbières arborées en l'absence prolongée de feu. Les feux sévères, en brûlant le sous bois et la totalité la couche de matière organique, ramènent la succession forestière à ses premiers stades, tandis qu'un feu de faible sévérité ne brûle pas tout le sous bois et ne réduit pas autant l'épaisseur de la couche organique. La Ceinture d'Argile de l'Est du Canada est une importante région physiogéographique encline à la paludification à cause de son climat froid et des sols mal drainés. Les pessières noire y sont exploitées par coupe avec protection de la régénération et des sols (CLAAG en anglais), et ce type de coupe ne perturbe pas ou peu le sous bois et la couche organique. Auparavant les pessières noires étaient récoltées par coupe totale (CC), mais le fort impact sur le sol et les intérêts économiques de conserver la régénération préétablie ont incité les forestiers à généraliser l'usage des coupes CLAAG. Dans le passé, le brûlage dirigé après coupe totale (CC-PB) a été utilisé comme préparation de terrain pour les plantations, mais il pourrait aussi être utilisé pour limiter la paludification, comme le brûlage dirigé brûle une partie du sous-bois et de la couche organique. A l'aide d'une approche rétrospective, cette étude a pour objectif d'évaluer le potentiel du CC-PB pour limiter l'entourbement. Nos hypothèses sont que, comparativement à la coupe CLAAG, CC et CC-PB 1) ont un effet positif sur les conditions de la couche organique, 2) limitent l'invasion du parterre de coupe par les sphaignes et les éricacées, et réduisent la quantité de sapin baumier, et 3) entraînent une meilleure croissance de l'épinette noire, néanmoins avec des effets différents dus à la nature des perturbations, i.e. mécanique pour CC et biochimique pour CC-PB. Nous avons échantillonné 24 sites en utilisant la classification écologique et les archives sylvicoles pour s'assurer de la comparabilité des sites. Comparativement au traitement CLAAG, nos résultats montrent un effet positif significatif de CC et CC-PB sur l'état de décomposition de la couche organique. De plus, le sol organique a un pH plus élevé après CC-PB qu'après CC ou CLAAG. Le traitement CC-PB diminue significativement le recouvrement en sphaigne et diminue temporairement le recouvrement en éricacées comparativement aux CLAAG et CC, aussi CC-PB réduit le recouvrement en sapin baumier. Le taux de croissance actuel des épinettes noires semble être amélioré par les pratiques le plus sévères, CC et CC-PB, mais CC-PB à des effets spécifiques que la coupe totale sans brûlage n'a pas, notamment CC-PB augmente le pH de la couche organique et réduit le recouvrement en sphaigne. Les brûlages dirigés après coupe totale dans les peuplements paludifiés de la Ceinture d'Argile semblent reproduire certains des effets du feu sévère. Nous concluons donc que contrairement à la coupe CLAAG, le brûlage dirigé comme préparation de terrain après coupe totale facilite le développement de peuplements non paludifiés dans la forêt boréale aménagée.

Mots clés : épinette noire ; croissance ; coupe ; couche organique ; paludification ; brûlage dirigé ; préparation de terrain ; sphaigne

1.2.Introduction

Boreal black spruce (*Picea mariana* (Mill.)B.S.P.) forests produce a thick organic layer composed of bryophytes and vascular plant litter. In particularly wet and cold regions, the accumulation of organic matter is faster than its decomposition, which leads to paludification (Crawford et al. 2003; Foster 1984; Simard et al. 2009). Paludification is associated with increased soil moisture, *Sphagnum* spp. colonisation and ericaceous shrub dominance (Fenton et al. 2005; Foster 1984), and can be successional or edaphic in origin (Payette 2001). Edaphic paludification is a result of topography: in a basin, organic matter and debris accumulate over time, inevitably creating a peatland (i.e. mire). In contrast, successional paludification is a natural part of forest succession (Fenton et al. 2005), which leads to a forested peatland. Paludification begins when excessive litter accumulation on the mineral soil starts changing the edaphic conditions, making it wet and cold (Prescott et al. 2000). These changes in soil conditions are favourable to *Sphagnum* spp. and ericaceous shrubs (e.g. *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) K.A. Kron & Judd) and facilitate their expansion in the understory community (Fenton and Bergeron 2006; Malmer et al. 2003). In the mean time, shade tolerant species *Abies balsamea* (Mill.) is developing in the understory tree composition. The spread of *Sphagnum* spp. is an important issue because *Sphagnum* spp. litter decomposes very slowly holding water even when dead, increasing the moisture level in the organic layer (Foster 1984; Turetsky 2003). In addition ericaceous shrubs may inhibit tree growth (Yamasaki et al. 1998) and can inhibit nitrogen mineralization (Bloom and Mallik 2006). Both *Sphagnum* and ericaceous species thrive in an open environment and as a result, *Sphagnum* spp. and ericaceous shrubs expand when the canopy opens as the trees experiences self mortality.

The changes in soil conditions and understory composition associated with paludification decrease forest productivity and eventually lead to a peatland in the prolonged absence of wildfire (Lavoie 2005; Simard et al. 2007b). By burning the organic layer and the living forest floor, wildfires have the potential to return forest succession to an earlier state or even to its very beginning (Simard et al. 2009), and in fact high severity fires restart forest succession by disturbing the organic layer and burning the understory. However, low severity fires can actually accelerate paludification by leaving a relatively thick organic layer and

allowing a rapid recolonisation by *Sphagnum* spp and ericaceous shrubs. Therefore, fire severity will have an impact on post fire stand development (Lecomte et al. 2005).

In the Clay Belt of eastern Canada (Ontario and Québec), a region prone to paludification, the forest industry is actively harvesting black spruce dominated stands. Careful Logging Around Advanced Growth (CLAAG) is the current harvest practice in the province of Ontario (OMNR 1997). The machinery used for CLAAG is equipped with high flotation tires and movement is restricted to protect the soil and pre-established regeneration (Chen and Wang 2006). By definition CLAAG has a low impact on organic soils and understory communities. But in paludified stands, CLAAG does not disturb the organic soil and understory as a fire would, which could represent a loss of forest productivity. In the past, clearcut (CC) was the dominant harvest method; it disturbed and mixed the organic layer and also disturbed the understory (Marshall 2000), especially when applied during summer because of low soil bearing. Concerns about rutting, occasional cases of low regeneration success and the economic advantages of using pre-established regeneration caused forest managers to turn towards careful logging practices.

Site preparation techniques have been used to control several aspects of paludification. For example, drainage ditches are used to limit water table rise in response to the removal of canopy evapotranspiration (Roy et al. 1999) and shearblading removes the organic soil layer (Chen and Wang 2006). Prescribed burning after clear cut is another site preparation technique: it is the application of fire as management tool. Although it has been used in Ontario (for plantation objectives), it has not yet been applied with a paludification control objective but rather with the objective to remove slash and improve microsite conditions for planting (McRae 1995; Weber and Taylor 1992). Prescribed burning after clearcutting (CC-PB) and mechanical treatments have different effects on the regenerating stand: for example, while prescribed burning is able to enhance microbial activity, clearcuts are not (Pietikainen and Fritze 1995) and decomposition rates are lower after scarification than after a prescribed burning (Duchesne and Wetzel 1999). Prescribed burning and mechanical site preparation are followed by an increase of soil pH and a release of nutrients (Scheuner et al. 2004) but these results vary with the severity of the fire (Bulmer et al. 1998; Prescott et al. 2000). Overall, prescribed burning effects on soil (Certini 2005) makes it a potential site preparation

technique to control paludification after harvesting. Although prescribed burning was never specifically applied with the objective of controlling paludification processes, this paper will try to assess whether it can be an alternative site preparation technique to control some of the variables associated with paludification.

Numerous studies have investigated the short term impact of prescribed burning on microbial communities, decomposition rate, black spruce regeneration and vegetation control (Duchesne and Wetzal 1999; Pietikainen and Fritze 1995). However, they were rarely conducted on deep organic soils like those found in paludified cut overs, and even fewer were long term studies. Long term studies are an important tool in assessing the efficiency of forestry practices and can be done by using permanent plots or by substituting space for time with a retrospective study (Dyck and Cole 1994). Our study, using a retrospective approach, aims at comparing the effects of CLAAG, CC (summer clear cut) and CC-PB (winter clear cut followed by prescribed burning) on several aspects of the paludification process. We hypothesize that, compared to CLAAG, CC and CC-PB reduce the depth of the organic layer respectively by soil mixing or consumption, and enhance organic layer decomposition, resulting in an increase of organic soil pH and nutrients availability. Secondly, we suggest that CC and CC-PB reduce the cover of *Sphagnum* spp., allelopathic ericaceous shrub and balsam fir by respectively fragmentizing or burning it while CLAAG does not reduce their cover. Our third hypothesis is that compared to CLAAG, CC and CC-PB enhance black spruce foliar nutrient status and growth via their effects on the organic layer and the understory vegetation although with different effect on soil and understory vegetation because of the nature of the disturbance, mechanical for CC and biochemical for CC-PB.

1.3.Methodology

1.3.1.Study sites

The study was conducted in the Northern Clay Section of the Boreal Forest Region (Rowe 1972), near the towns of Kapuskasing and Cochrane, Ont. The mean annual

temperature is 1.3° C with an average of 831.3mm of precipitation annually (recorded at Timmins, Ontario, approximately 100km south of Kapuskasing, latitude: 48° 34' 11'' N. longitude: 81° 22' 36'' W Environment Canada, Climate Normals). The Clay Belt is a large physiogeographic region characterised by clay deposits from proglacial lakes Barlow and Ojibway (Vincent and Hardy 1977) with a low topographic relief.

We compared 24 sites, 8 per treatment: 1) CLAAG: Careful Logging Around Advanced Growth harvest operation which is a winter clearcut with limited machinery circulation, 2) CC: summer clearcut without limited circulation and 3) CC-PB: winter clearcut followed by a prescribed burn (generally late summer). Field work was conducted during the summers of 2006, 2007 and 2008. Since this is a retrospective study and we could not control initial conditions, sites were selected to minimize the differences between them. The selection criteria were: the degree of slope (less than 3°), a deep organic layer (a minimum of 20cm depth at the date of study) over clay mineral soil, the presence of *Sphagnum* spp. and Labrador tea (*Rhododendrum groenlandicum*) in the understory vegetation. The pre-harvest stand was dominated by mature black spruce (at least 80% black spruce cover, over 120 years old when harvested), of the North East Ontario forest ecosite classification 8-9p-11-12-13p*, i.e. black spruce stands on moist soil to deep fibric organic soil, with abundant *Sphagnum*, feathermosses and ericaceous shrubs (Taylor et al. 2000). Within each site, we sampled three circular plots of 11.3m radii (400m²), providing us with 3 replicates per site. Plots were established randomly in areas representative of the stand and were placed 50m or more from the road, and at least 30m from each other. The sampling methodology used in each plot is described below.

* Description Forest Ecosystem Classification type (Taylor, 2000)

- FEC 8: Black spruce stands on moist, sandy to clayey soils (all mineral soils). Shrub and herb poor, with abundant feathermoss and sphagnum.
- FEC 9p: Conifer stands on moist, sandy to clayey (all mineral soils). Medium number of shrubs and herbs, abundant feathermoss.
- FEC 11: Conifer (Black spruce) stands on wet deep fibric organic soils. Shrub and herb poor, with abundant Labrador-tea, sphagnum and feathermoss.
- FEC 12: Black spruce and larch stands on wet moderately deep fibric organic soils. Medium number of shrubs, herb poor.
- FEC 13p: Black spruce and larch stands on wet moderately deep fibric organic soils. Shrub and herb rich with abundant sphagnum and feathermoss.

1.3.2. Field sampling

1.3.2.1. Black spruce measurements

All black spruce over 50 cm tall in each plot were identified and measured. We measured trees over 50 cm in order to study only trees established before or within the first few years after the treatment and not those recently established (either asexual layers and seedlings) that would be more influenced by the actual canopy. This threshold was based on the fact that trees between 50 to 59 cm height trees had a mean age of 30 ± 16 years S.E. using internodal distance. Tree measurements included: tree height (H), diameter at breast height (DBH, 130 cm) and the internodal distance of the last three year of growth (using buds scars). When tree density was high (e.g. >200 stems per plot), we selected a representative portion of the plot and measured a minimum of 50 black spruces.

We randomly selected one black spruce stem representative of each class of dominance: dominant, codominant and suppressed for nutritional analysis. Needles were collected (3 twigs) from the upper third of the foliage and the stem was collected in transversal section for further dendrological analyses (Annexe A).

1.3.2.2. Soil measurements

In each plot, we characterized the soil profile using the O.M.N.R. protocol (Taylor et al. 2000). At the base of the three selected stems described in the previous section (dominant, codominant and suppressed), we dug a pit in the organic layer until we reached the mineral soil or to a minimum depth of 130 cm. This allowed us to measure the total organic layer depth as well as the depth of the individual organic horizons (fibric Of, mesic Om, and humic Oh). To describe the decomposition state of the organic layer, we determined the Von Post value at two fixed depths (20 cm and 60 cm, respectively VP20 and VP60) and for each organic layer horizon. The Von Post decomposition scale is a semi-quantitative scale graduated from 1 (less decomposed) to 9 (more decomposed). For each pit, an organic layer sample (around 20 to 30 cm deep, where the higher proportion of roots was found) and a mineral soil sample were collected for laboratory analyses.

1.3.2.3. Forest understory characteristics

The percentage cover of understory species was measured using 4 subplots with a 1.13 m radius (4 m²). These subplots were systematically placed on the North-South axis of the plot, spaced 2 m apart, except in the centre of the plot where 5m were left around the central tree to prevent trampling by workers during fieldwork. Inside each subplot we evaluated the percent cover *Sphagnum* spp. (*Sphagnum* spp. need laboratory identification), percent cover of allelopathic ericaceous species (*Kalmia angustifolia* and *Rhododendrum groenlandicum*) (Mallik 2003) and percent cover of balsam fir (*Abies balsamea* (Mill.)).

1.3.2.4. Change in the sampling protocol

The sampling protocol was modified after the first summer of fieldwork (2006). During the following fieldwork seasons, we measured the Von post index at fixed depths (20cm and 60cm). Also we measured the area sampled for the black spruce measurements to calculate the density (number of trees measured divided per area sampled). Therefore, for these variables we have an unbalanced design since we only had data for the sites sampled during the second and third summers (eight CLAAG sites - five CC sites - five CC-PB sites).

1.3.3.Laboratory analyses

Needle samples were oven-dried at 60 °C for 48 hours to constant weight for dry matter determination. After drying, needles were separated from twigs and ground. Total C and N content were determined by wet digestion and analysed with LECO CNS-2000 analyser. P content was analysed by colorimetry (Lachat Instruments, Milwaukee, WI).

Soil samples were frozen at -20 °C until analysis. Organic layer samples were sieved at 4 mm to remove coarse woody debris and roots. Sub-samples were dried at room temperature and pH determined in distilled water and in KCl solutions (Carter 1993). Bray-2 extractable P (phosphorus) was analyzed spectrophotometrically. Exchangeable cations (sodium, manganese, iron, aluminum, potassium, magnesium and calcium) were extracted with 0.1M

BaCl₂ and determined by atomic absorption. Total C and N content were determined on a CNS analyzer (Leco Corporation).

1.3.4.Data analyses

1.3.4.1. Creation of variables

For some variables, we had to calculate values from our field measurements. We calculated the black spruce current growth (CG) using:

$$CG = (I / H) \times 100$$

where I is the internodal distance of the last three year of growth and H is the tree height.

For each plot, tree density was calculated by dividing the number of trees measured by the surface of area sampled (stems/ha). We also used the local volume equation of Zarnovican (1991) to study the differences in stand volume between treatments:

$$V=2.2155 + 0.039577 \text{ dbh}^2 \times h$$

where V is the estimated volume of the stem, dbh is the diameter at breast height and h is the total height of the stem (higher than 130 cm). In order to evaluate the stand volume, we multiplied the average stem volume of the plot by the density of the plot.

For the foliar content, we have calculated the carbon nitrogen ratio (CN) out of the foliar analysis results. To have an estimation of the soil quality, we created a soil quality index Q in order to compare the entire organic layer profile:

$$Q = (\text{mesic} + \text{humic}) / \text{total OL}$$

where “mesic” is the mesic layer width, “humic” is the humic layer width (according to Von Post scale) and “total OL” the organic layer depth.

We calculated the carbon nitrogen ratio, the Cation Exchange Capacity (CEC) of the organic layer as the sum of the cations (sodium, manganese, iron, aluminum, potassium, magnesium and calcium). The sum of K, Mg and Ca represents the basic cations concentration “S”. We calculated the CEC corrected for free hydrogen ions (Bélanger et al. 2006) (CECc) and base saturation BSc:

$$\text{BSc} = \text{S}/\text{CECc}$$

To study the allelopathic ericaceous shrub cover, we used the sum of the percentage covers of *Kalmia angustifolia* and *Rhododendrum groenlandicum*.

1.3.4.2. Statistical analysis

To compare the three treatments for all of our observed variables, we used R software version 2.4.1 with the packages “stats”, “MASS”, “nlme”, and “nlm4” (www.r-project.org). We performed comparisons of the treatments means using mixed models (Pinheiro and Bates 2000), also called multilevel models. Three plots were sampled in each site to account for within site variability. As a result of our experimental design, data from the same site or plot have a higher probability of being similar, which violates the assumption of independence. Mixed models take into account two types of effects: the fixed effects, and the random effects. Fixed effects are the explanatory variable(s) of interest. The random effect is the grouping level “site and plot” that enables us to control for the intra group correlation. These statistical models perform well with unbalanced designs, such as the one we have for the decomposition state (VP20 and VP60) and density variables.

Most of the variables we studied were likely to change with time since disturbance (TSD). Therefore, we used a backward selection strategy: we built all our models to include both TSD as a covariate and all the interaction factor (treatment:TSD). If the interaction factor was not significant, it was removed from the model, and the analysis was performed only with TSD as covariate. If the effect of TSD was not significant, we ran the model with “treatment” as the only explanatory variable.

When necessary, transformations were done to obtain homoscedasticity (i.e. homogeneity of the variance). We used diagnostic plots to evaluate the assumptions of the mixed models (homoscedasticity of the random effects residuals). We choose CLAAG as the reference level for our comparisons because it is the treatment that has the smallest impact on the soil and understory variables. Quantitative continuous variables (e.g. organic soil depth, tree height and DBH) were analysed with a Linear Mixed Model. We also analysed the height and DBH of black spruce stems using a subset of data containing only the dominant trees (stems >200cm). Interval-scale variables (Von Post index, ratios and percentage data) were analysed with General Linear Mixed Models using a Poisson distribution. Results of foliar nutrient chemical analyses were analysed with sampling year as covariate. In all our analyses, the usual significance level is used ($P=0.05$) but we also discussed results with a significance level up to 0.1.

1.3.5. Initial conditions:

In order to establish the nature and direction of the changes attributed to each treatment, a retrospective study relies on the similarity of the initial conditions of the studied sites (Dyck and Cole 1994). For this study, we had two ways of evaluating the initial conditions: archival data and variables that could not be affected by the type of treatment (e.g. mineral soil texture).

Forest industry archive data on harvest operations and governmental data on prescribed burns were studied in order to select potential sites. Government records from the prescribed burns gave us valuable information on stand characteristics, especially soil data. Furthermore, several of the sites we sampled were in the same stands as OMNR permanent plots, and some harvest records that were part of their harvest experimentation provided us with data on the initial conditions (Arnup 1987). Unfortunately, few harvest records were available at the stand scale (i.e. the scale of our study). After sampling and cross-validating the archives, we ended up with a high variability of the different attributes studied due to the inherent nature of the sites and the treatments.

Variables that could not be affected by the type of treatment were our second source of information and were sampled on all our sites. First, we compared the pre-harvest stand densities by counting the number of stumps in each plot. Then, we assessed the mineral soil texture and moisture regime (Taylor et al. 2000) and finally we collected mineral soil samples, stored at -20 °C until analysis. Mineral soil samples were sieved at 2 mm. The pH was determined in distilled water and in KCl solutions and we used the same methodology as organic layer sample for calculate CEC content, C and N percent.

These variables are unlikely to have changed following the treatments so they were compared to assess the similarity of the initial conditions. To compare the treatment means we used mixed models with random effects the grouping level: plot variability within each site and variability between sites. The year of sampling was used as covariate to control for the difference in the effort of counting the stumps between the three summers of fieldwork. Categorical variables (mineral soil texture and moisture regime) were tested with a chi-square test on the contingency table of the treatments (Scherrer 1984).

1.4.Results

1.4.1.Initial conditions

The number of stumps did not differ among the treatments ($P > 0.1$), indicating that before treatment stand densities were similar. The chi-square test on the contingency table of mineral soil moisture regime showed a difference among the treatments ($P = 0.05$), but examination of the contingency table (not shown) indicated that it was due to a single case of moderately well drained soil (moisture regime 4 for one pedon of PB treatment). Consequently, the difference we observed was caused by this single observation. Otherwise the three treatments presented soil regime moisture classes from very poor to poor (level 7 and 6, table 1.1). The mineral soil texture showed no significant difference among the treatments (chi-square test $P = 0.13$). All three treatments presented clay to silty clay loam mineral soil texture, though we observed one time sandy clay loam texture (table 1.1, site O16). Mineral soil pH_{H_2O} and pH_{CaCl_2} results showed an effect of the organic layer depth, but no difference among the treatments. Comparisons of nutrient analyses (total carbon, nitrogen

and CEC) revealed no significant differences among the treatments ($P>0.1$). Considering these results, we are confident of the similarity of the sites selected for this study.

CLAAG sites were on average 24 years old, black spruce density was 16 000 stems/ha with a mean tree height of 212 cm (table 1.1). The organic layer was 78 cm depth average, and 59% of the forest floor was sphagnum covered. CC sites were 28 years old, although two sites were harvested more than forty years ago. The density was 11 000 stems/Ha with a black spruce mean height 213 cm. The organic layer was 53 cm depth and sphagnum cover 50%. CC-PB sites were 19 years old, stand density was 9 000 stem/Ha and tree height 236 cm. Organic soil depth was 64 cm and sphagnum cover was 26%. Even if CC-PB sites were mainly planted (2 sites out of 8 were not planted), this factor was not found significant during the statistical analysis.

1.4.2.Organic layer depth, quality and quantity, and decomposition state

The mean organic layer depth was 65 cm (SE 30 cm). Organic layer depth fluctuated more on CC-PB sites ($CV = 0.6$) than in CLAAG and CC sites ($CV = 0.40$ and 0.39 respectively; table 1.2). Analyses conducted on the log transformed organic layer depth, where there was no effect of TSD, indicated a significant treatment effect with a thinner organic layer on CC sites when compared to CLAAG, while CC-PB sites did not differ significantly from CLAAG or CC sites (figure 1.1). Similarly, we analysed the log transformed data of fibric depth and found that TSD was not a significant covariate. The fibric layer was thinner on CC and CC-PB sites than on CLAAG sites, while CC and CC-PB did not differ (figure 1.1). Poisson regressions on the humic layer thickness data showed a significant effect of TSD. CC and CC-PB sites had a thicker humic layer than CLAAG but CC and CC-PB sites were not different (table 1.2).

Analysis of the soil quality index Q showed that TSD was a significant covariate: Q means decreased with TSD. Controlling for this effect, our results indicated differences among treatments: CC-PB sites and CC sites had a significantly higher Q than CLAAG sites.

When we compared CC and CC-PB using the same model, no significant difference was detected (table 1.2).

Results of the Poisson regressions on the decomposition state at 20cm and 60cm depth (VP20, VP60) showed no effect of TSD however, they did show differences among the treatments (table 1.2). VP20 was higher on CC-PB sites than on CLAAG sites, while CC sites estimate had an intermediate value that was not significantly different from CLAAG or CC-PB sites. VP60 on CC-PB sites and CC sites were higher than on CLAAG sites but VP60 estimates were not significantly different between these two former treatments.

1.4.3.Organic soil chemical analyses

Model results on the organic layer acidity showed no significant effect of TSD but revealed differences among the treatment means: pH on CC-PB sites was higher compared to CLAAG and CC sites (table 1.3). Both soil solution pH (pH H₂O) and buffer pH (pH CaCl₂) were significantly higher on CC-PB sites than on CLAAG sites as well as on CC sites (table 1.3, fig.1.2).

Data analyses on the total carbon content (C_{tot}) showed an interaction effect between TSD and treatment (table 1.3): the CLAAG regression slope was not significantly different from zero while the regression slopes of CC and CC-PB were positive and the intercept was lower for CC-PB regression line. There was no difference between the CC and CC-PB regression slopes. Our models showed that there was no effect of TSD on the total nitrogen content (N_{tot}) and the C:N ratio (table 1.3). Total nitrogen content and C:N ratio did not differ among the treatments.

Our results showed that the nutrient concentrations and BSc content of the organic layer was influenced by TSD (table 1.4), except for Mg concentration and P content. TSD effect on CECc and Ca concentrations was negative; it was slightly positive for BSc content and positive for K. Results showed differences between CC sites and the other two treatments, while CLAAG and CC-PB were similar (table 1.4). Concentrations of CECc (figure 1.3), Ca and Mg showed no difference between CC-PB sites and CLAAG sites while CC sites showed

significantly lower concentrations. BSc content in CC sites was lower than CLAAG sites content, and CC-PB sites had intermediate BSc content (table 1.4). For K concentration and P content, there was no difference among the treatments. Also, Mn, Fe and Al concentrations showed no significant difference among the treatments (not shown).

1.4.4. Forest understory characteristics

Analyses showed an important effect of TSD on *Sphagnum* spp. cover and a significant interaction effect with treatment (table 1.5): the regression slope of CC-PB was significantly higher than that of the CLAAG and CC slopes which were not significantly different from zero. The regression slope intercept was significantly lower for CC-PB sites than for CLAAG sites, while CC sites showed no difference with CLAAG. In other words, *Sphagnum* spp. cover was constant after CLAAG and CC treatments, while on CC-PB sites, *Sphagnum* spp. cover was low within the treatment and then gradually increased with time as *Sphagnum* spp. recolonised the sites (figure 1.4). It is worth noting that the variability of *Sphagnum* spp. cover was the highest on CC-PB sites (CV=1.2).

Allelopathic ericaceous shrub cover showed a similar trend (figure 1.5). The results of Poisson regressions indicated a significant interaction between time and treatment: the regression slope for CC-PB was higher than the CLAAG slope but not different from CC slope (table 1.5). The regression intercept for CC-PB sites was lower than the intercept for CLAAG sites, while the intercept for CC sites was not different from CLAAG. Thus on CC-PB sites allelopathic ericaceous shrubs cover was low after the treatment and then gradually recolonised the site. Similarly to *Sphagnum* spp. cover, the allelopathic ericaceous shrub cover variability (CV=0.93) was higher on CC-PB sites than on other sites.

Data analyses conducted on balsam fir (*Abies balsamea*) cover revealed that TSD had no effect, while a significant treatment effect was observed: the mean value of balsam fir cover was lower on CC-PB sites than on CLAAG and CC sites (table 1.5). Similarly as for *Sphagnum* spp. and ericaceous shrub covers, the variability of balsam fir cover was the highest on CC-PB sites (CV=5.2).

1.4.5. Black spruce growth

Although black spruce height and DBH were greater on CC-PB sites than on CC or CLAAG sites (respectively 4.9 and 3.1 percent more for the height and 3 and 8 percent for the DBH), no significant effect of treatment neither for time (table 1.6) were observed on the log transformed mean height and DBH.

Mean height (log transformed) of the dominant trees (>200cm) showed a significant interaction between TSD and treatment (figure 1.6): the regression slope of the log transformed height per time of the CC-PB sites was significantly higher than the CLAAG and the CC sites regression slopes, representing 1.8% of faster growth on CC-PB sites. Regression line intercepts were not significantly different (table 1.6). The CC and CLAAG site regression slopes were not significantly different (same intercept and same slope).

Analyses of the log transformed DBH of the dominant trees revealed no interaction effect between TSD and treatment but TSD was a significant covariate. The mean DBH was higher on CC-PB sites than on CLAAG and CC sites, while the mean DBH of dominant trees on CC sites was not different from CLAAG sites (table 1.6).

TSD was a significant covariable of the log-transformed current growth rate (CG; table 1.7). The comparison of the treatments means revealed that CG was higher on CC-PB and CC sites (respectively 7.43% and 11.89%) than on CLAAG sites. CC-PB and CC current growth rates were not significantly different (fig 1.7, table 1.7). The same analysis was performed for the dominant stems (>200cm). TSD was a significant covariate, but the current growth rate did not differ significantly among the three treatments (table 1.7). We performed the same analysis with the subset of codominant trees (<200cm) (table 1.7, figure 1.7). TSD was a significant covariate and interestingly the current growth rate was higher on CC-PB and CC sites than on CLAAG sites.

Foliar nutrient analysis results (table 1.8) showed that nitrogen content and carbon nitrogen ratio showed a TSD effect but did not differ among the treatments. No TSD effect was observed on phosphorus content. Average P content was significantly higher on CC-PB

sites compared to CLAAG (table 1.8). P content on CC sites value did not differ from CLAAG or CC-PB. No correlation between black spruce height and foliar analysis was observed.

1.4.6.Density and volume

Analyses performed on the log transformed data of black spruce density (2007-2008 dataset) indicated an interaction effect between TSD and treatment (table 1.9): the slope of the CC-PB regression was steeper than the slopes for the CLAAG and the CC regressions, which were not different from zero. Additionally the CC-PB regression intercept was lower compared to CLAAG and CC intercepts (fig 1.8). CC sites density was not different from that of the CLAAG sites. In other words, black spruce density on CC-PB sites was lower after treatment than on CLAAG and CC sites but it increased with time while on CLAAG and CC sites black spruce density stayed constant (fig 1.8). Variability of density was the highest on CC-PB sites (CV=0.91; table 1.9). Mean stem volume (Bsp > 130cm) differed among treatments: the log transformed data analyses showed an effect of TSD as covariate along with a treatment effect (table 1.9). CC-PB sites mean value was higher compared to CLAAG sites while it did not differ from the CC value. Results of the stand volume analysis (2007-2008 dataset, figure 1.9) presented a significant interaction effect of TSD and treatment, i.e. the CC-PB regression slope was steeper by 14% than the CLAAG and the CC slopes (fig. 1.9) and the intercept was lower for the CC-PB regression compared to the CLAAG and CC regressions (table 1.9).

1.5.Discussion

In this retrospective study we used several approaches to reduce the confounding factors for measuring the differences between harvesting practices. We sampled a large number of plots in each treatment to prevent site selection bias and we used statistical methods that allowed us to control the variability associated with the hierarchical structure of our sampling design (Pinheiro and Bates 2000). Moreover, we have measured a large number of variables

characterising the paludification process to evaluate the veracity of our general hypothesis, i.e. that disturbance is necessary to maintain forest productivity in paludified black spruce stands. We are therefore confident that our results accurately illustrate the effects of different harvesting practices on black spruce growth, organic soil and forest understory characteristics.

1.5.1. Black spruce growth

In the paludified black spruce forests of the Ontario Clay belt, black spruce growth and regeneration patterns on cutovers diverge based on the type of harvesting and site preparation methods used. Disturbing the soil with mechanical site preparation or prescribed burning have been shown to increase tree growth (Chen and Wang 2006; Chrosciewicz 1976; Kranabetter and Macada 1998) which is consistent with our results showing a higher growth rate on the more severe treatments, i.e. CC and CC-PB. The dominant trees on CC-PB sites grew twice the time faster than those on a CC or a CLAAG site even though the dominant trees have the same current growth rate regardless of the treatment. For the co-dominant and suppressed trees, we can still see that the current growth rate is better on severe treatments sites than on CLAAG sites. These differences could be attributed to seedling origin, differences in soil conditions, plant competition effects or the interaction of two or more of these factors, which will be discussed later.

The stem densities on CC and CLAAG sites are equivalent and constant over time, while CC-PB sites show an increase in stand density with time, eventually reaching the same density as other treatments, as black spruce net recruitment can be observed during 10 years following fire (Johnston 1971). We explain this result by the amount of good seedbeds created in CC-PB that are eventually filled in, whereas recruitment might be limited in CC and CLAAG probably because of density dependent factors or for the lack of seed beds. *Sphagnum* spp. is a good substrate for seed germination because of its high moisture content and porosity (Lavoie et al. 2005) while burned feather moss is considered a poor seedbed because it does not retain moisture (Aksamit and Irving 1984). Our results show a re-colonisation of *Sphagnum* spp. on burnt sites, suggesting that the quantity of favourable seedbeds could increase with time since disturbance, therefore explaining the period of recruitment following a CC-PB.

Data analysis shows that the DBH of dominant stems (>200cm) was higher on CC-PB sites while CLAAG and CC sites had similar values. DBH can be related to stand density and light competition (Groot and Saucier 2008). Thus the lower density following prescribed burning is likely to have positively influenced the DBH. Also, black spruce grows new adventitious roots when the sphagnum mat grows up (Simard 2007), which may explain the lower vertical and radial tree growth within CLAAG and CC sites. Less sphagnum cover was found on CC-PB sites than on CC and CLAAG sites, so trees on CC-PB sites would not have to invest in the growth of new roots more than on the stem. It is most likely that the higher stand volume on burnt sites is explained by the increase in DBH and in stem density along with the higher growth rate on CC-PB sites.

The current growth rate (i.e. relative growth rate measured using the last three years of growth) was higher on CC and CC-PB sites compared to CLAAG, mainly because of the high growth rate in smaller stems (i.e. black spruce <200cm). It could be due to the origin of the smaller stems, i.e. seedlings vs. layering. Layers have a lower growth rate than seedlings, especially where site preparation is used (Prévost and Dumais 2003). CLAAG sites are at an advantage because of pre-established regeneration height at the time of harvest (Morin and Gagnon 1992), however, this head-start is recovered by the better growth of seedlings after fire (Lussier et al. 1992).

Also growth conditions vary with the type of disturbance: effect of fire on pH and exchangeable cations (Thiffault et al. 2007) or, in the case of the clearcut, the effect of mixing upper organic layer with deeper organic layer, could have created better growth conditions. Also the growth substrate is determinant: paradoxically, *Sphagnum* spp. is a good seedbed for black spruce but also a poor growth substrate because it causes water retention at the surface of the organic soil (Bisbee et al. 2001; Lavoie et al. 2007c) and its scaffolding effect on stems can suffocate small seedlings (Malmer et al. 2003). Thus, the higher *Sphagnum* spp. cover on CLAAG and CC sites can reduce small tree growth. However, small CC stems have a current growth rate comparable to small CC-PB stems. These different types of harvest created different site conditions via their impacts on different components of the forest ecosystem, such as the organic layer and understory vegetation (McRae et al. 2001; Nguyen-Xuan et al. 2000). We performed a path analysis (Shipley 2009) to measure the

effect of soil and understorey characteristics on black spruce growth (annex A). Both sphagnum cover and organic soil texture have a negative effect on black spruce growth, while organic soil pH has a positive effect. Thus CC-PB treatment appears to have a positive effect on black spruce growth through its effects on organic soil and forest understorey, which will both be discussed further in the following section.

1.5.2.Organic soil characteristics

We found that treatment effects were more visible on the quality than on the quantity of the organic layer. Data analysis showed no difference in organic layer depth between CLAAG and CC-PB, and a distinction with CC sites presenting the thinnest organic layer. Careful logging treatments reduce the impact on the organic layer (Brais 2001), and compaction effects are limited to the skid trail. The absence of effects of CC-PB is not unexpected, since fires on deep peat sites only burn the surface as the humidity of the organic layer hinders smouldering (Miyanishi and Johnson 2002). Furthermore the harvesting of CC-PB sites was done during the winter, preventing compaction. Clearcutting can compress the organic layer and create ruts; however, they do not affect the depth of the organic layer at the stand scale (Groot 1998) which could explain the low level of significance of our results. Therefore, organic layer depth is probably not the main factor explaining the differences in black spruce growth rate although black spruce growth is correlated with the depth of organic layer (Fenton et al. 2005; Simard et al. 2007b).

While we did not detect an effect of the treatment on the organic layer depth, our results show a positive impact of CC-PB and CC on organic soil decomposition state. Sites originating from CC and CC-PB showed a more advanced state of decomposition of the organic layer. Compared to CLAAG, both CC and CC-PB treatments showed a higher Von Post decomposition index, less fibric and humic organic soil, and a higher relative amount of mesic-humic organic soil (Q soil quality index). The removal of the surface of the organic layer or an increase in the decomposition rate could explain the higher decomposition conditions of the organic layer observed on CC and CC-PB sites. Groot (1998) has shown that machinery can mix the organic layer by dragging up the humic organic layer. However,

mixing the organic layer during clearcutting does not seem to have a lasting effect on soil chemistry (Brais 2001). Prescribed burning can increase the decomposition rate of the organic layer through its biological and chemical effects (Kranabetter and Macada 1998; Pietikainen and Fritze 1995). Prescribed burning enhances microbial activity for several years, resulting in a higher decomposition rate (Pietikainen and Fritze 1993). Thus, better soil conditions on CC-PB and CC sites are likely to increase black spruce growth through a better nutrition, as confirmed by our foliar analysis. P content is higher on CC-PB compared to CLAAG, which could indicate an improved black spruce nutrition as it is known that P is an important nutrient limiting tree growth (Lavoie et al. 2007c; Roy et al. 1999). In consequence we suggest that while CLAAG does not change the decomposition state of the organic layer, both mechanical mixing and prescribed burning can increase decomposition. Since a more decomposed soil usually contributes to increase nutrients availability (Prescott et al. 2000), this could explain the better relative growth we observed after soil disturbance.

Chemical analyses show that the pH is still higher on CC-PB sites, which is consistent with fire effects on soil chemistry. In the boreal forest, studies show that wildfire (Arocena and Opio 2003; Certini 2005), and prescribed burning (Pietikainen and Fritze 1995; Scheuner et al. 2004) have a positive effect on soil pH resulting in an increase of its alkalinity, whereas harvesting can decrease soil pH (Simard et al. 2001; Thiffault et al. 2007). Higher pH improves micro organism activity like nitrification (Ste-Marie and Paré 1999; Zimmermann and Frey 2002) and pH has an influence on nutrient availability (Brady 1984). Thus CC-PB effect on organic layer pH could increase black spruce growth.

Forest harvesting has numerous impacts on soil nutrient dynamics (Ballard 2000). Our results on organic layer analyses show that prescribed burning sites and CLAAG sites are similar while CC sites are different, which is surprising considering the black spruce growth results. The impact of harvesting on nutrient dynamics can depend on the type of harvesting, the effect of soil disturbance, the time since disturbance or an interaction of these factors. Nutrients dynamics are affected by the amount of logging residues left on site (Bélanger et al. 2003). Our sites overlap two types of harvesting operations: Stem Only Harvesting (SOH), widely used before and during the eighties, and Whole Tree Harvesting (WTH), the standard method used during the late eighties and early nineties (Wiensczyk 1992). SOH leaves

logging residues on site while WTH concentrates it at the roadside, which can cause a decrease in soil nutrients, especially cations (Bélanger et al. 2006). Our CC sites are more likely to be SOH as they are older (6 years older in average) than the other treatments but our results show that our CC sites have lower exchangeable cations contents in the organic layer. Therefore, we think that the differences between CC and the two other treatments are not the result of the felling method used. Clearcut sites can differ in terms of their mechanical effect on the organic soil. In our study the CC sites were summer clearcuts and the prescribed burning sites were applied on winter clearcut cutovers that makes them similar to CLAAG sites in terms of machinery impact on the forest floor. Therefore, the differences we observed between CC and the two other treatments could be the result of the impact of machinery on the organic soil like a reduction of organic soil porosity (Groot 1998). Furthermore, we might not have detected the effects of disturbance on the nutrients simply because we were too late to detect them: prescribed burning has only short term effect on soil nutrients (Certini 2005), as does soil mixing effects (Brais 2001).

1.5.3. Understory characteristics

The better growth observed on CC-PB could also come from a difference in the forest floor composition after the treatments. Boreal understory vegetation plays an important role in the growth and establishment of black spruce, in particular, *Sphagnum* spp. and ericaceous shrubs. Peat mosses hinder tree growth because they decompose slowly (Malmer et al. 2003) and have a high water retention capacity that diminishes the oxygenated organic layer (Bisbee, 2001). Moreover adventitious roots grow in less decomposed soil, with fewer available nutrients, which could reduce tree growth. Our results show that there is less *Sphagnum* spp. cover on CC-PB sites than on CLAAG sites, while CC sites are at an intermediate level.

Prescribed burning is widely used to control species such as cattail (*Typha latifolia*; (Weber and Taylor 1992), bracken fern (*Pteridium* spp.; (McRae 1998) and a variety of competing vegetation. However, few studies have studied the efficiency of prescribed burning at controlling *Sphagnum* spp. Our results show less *Sphagnum* spp. cover on CC-PB

sites. They also indicate that there is an increase in *Sphagnum* spp. cover with time since disturbance. The relative rapidity of *Sphagnum* spp. re-colonisation on burn sites might be due to the severity of prescribed burns that could be similar to low severity wildfires in the lowland boreal forest (Lecomte et al. 2005). These results are consistent with studies of post-wildfire succession in forested peatland areas that are dominated by *Sphagnum* spp. (Kuhry 1994), where fire has a short term impact on *Sphagnum* spp. cover. CC sites have an intermediate level of *Sphagnum* spp. compared to the other two treatments. This can be explained by the fact that *Sphagnum* spp. have the ability to regenerate from vegetative fragments (Rocheffort and Lode 2006), which means that mechanical disturbances do not prevent *Sphagnum* spp. spread like prescribed burning does. However, it has been proven that mixing treatments can control competing vegetation for up to 5 years after disturbance (Messier et al. 1995). CLAAG treatment, by protecting established regeneration, does not reduce *Sphagnum* spp. cover compare to CC and CC-PB.

The proportion of ericaceous shrub cover in low productivity forest cutovers is an important issue in boreal forest management (Mallik 2003), and CC-PB sites had less ericaceous shrub cover than CLAAG or CC sites. Some ericaceous shrubs, such as *Kalmia angustifolia*, have the ability to inhibit tree growth by releasing phenolic allelochemical compounds (Inderjit and Mallik 2002; Yamasaki et al. 1998). Fire can control ericaceous shrubs by burning the plants and their roots. However, prescribed burning on wet sites may not efficiently control ericaceous shrubs since they do not burn the organic layer deeply enough to destroy the extensive rhizome system from which new shrubs can sprout (Mallik 2003). Our results on organic layer depth in CC-PB sites are consistent with this assumption. Furthermore to inhibit the effects of phenolic acids on the soil, prescribed burning would have to burn enough organic matter to degrade allelopathic compounds and deposit a sufficient amount of activated charcoal on the soil (Bloom and Mallik 2006) to adsorb the phenolic compounds (Wardle et al. 1998; Zackrisson et al. 1996). Although our results suggest that prescribed burning can not prevent ericaceous shrub colonisation in the long term, the initial control of ericaceous species is conducive to seedling establishment (Thiffault and Jobidon 2006). Therefore, applying prescribed burning with ericaceous control

as an objective could be efficient if the burn is severe enough, but more studies are necessary to evaluate the optimal severity to reach this goal.

Balsam fir (*Abies balsamea* Mill.) cover varied among the treatments. Balsam fir is a shade tolerant species, able to reproduce under a closed canopy and vulnerable to fire. It therefore thrives in the absence of fire (De Grandpré et al. 2000; Hornberg et al. 1995). Advanced regeneration is composed of black spruce but also of balsam fir (Groot and Horton 1994) and this later can be an important part of the second growth canopy after harvesting. There was significantly less balsam fir on CC-PB sites than on CLAAG or CC sites. Thus, on stands where Balsam fir is an important part of the advanced regeneration, prescribed burning can reduce its abundance, favouring black spruce regeneration. As a result, black spruce density increases and stand composition becomes closer to that of a stand originating from wildfire.

1.6. Conclusion

Our retrospective study on the effect of silvicultural practices on paludification characteristics and black spruce regeneration shows that intensive treatments enhance mid term forest productivity. Compared to CLAAG, both CC and CC-PB seem to increase humification of the organic layer which might cause a higher black spruce growth rate (Annex A). Furthermore, several corroborating results on the effects of CC-PB reveal a gain in productivity compared to CLAAG, even if fire behaviour variability might have affected the level of significance of our tests. CC-PB sites were less paludified (organic layer more decomposed, less sphagnum cover) than CC and CLAAG sites. Our results indicate that prescribed burning enhances edaphic conditions through the biochemical effects of fire and potentially its legacies such as activated charcoal (Wardle, 1998). Also, CC-PB change the forest understory: it temporarily controls *Sphagnum* spp. colonisation and can potentially reduce ericaceous shrubs cover and reduces balsam fir cover, creating room for pioneer species, as a wildfire would. These positive effects of CC-PB indirectly influence black spruce growth (Annex A). CC-PB enhances black spruce growth rate and volume increment. Stand density, which is greatly reduced during the burning treatment, increases rapidly to reach CLAAG level. Therefore, CC-PB on paludified stands has the potential to preserve forest productivity by restoring natural ecological processes.

In the context of sustainable forest management in the Clay Belt region of eastern Canada, prescribed burning as a site preparation technique is a method that forest managers could (re)consider. Prescribed burning has effects on soil processes and understory composition that mechanical preparation practices are unlikely to reproduce. As the boreal forest ecosystem has evolved with wildfires, and because the inherent characteristics of fire are present in prescribed burning, this technique is also appropriate for ecosystem-based management. However, the objectives of the prescribed burning must be well defined in order to succeed in a management context. Furthermore, the cost and time needed for the planning of a prescribed burning requires a careful selection of potential sites where a burn will be cost effective. This means that we need to develop tools that can distinguish site with successional paludification from those with edaphic paludification where productivity can not be improved by site preparation techniques.

1.7.Acknowledgements

We gratefully thank Ariane Béchar, Valentine Lafond and David Lemieux-Bibeau for their help in the field work, Chad McQuade and Jeff Leach from Tembec for logistic support and also Marc Mazerolle for statistical assistance. This work was supported by Lake Abitibi Model Forest and the Enhanced Forest Productivity Science Program of the Forestry Futures Trust.

1.8. References

- Aksamit, S. E., and F. D. Irving. 1984. Prescribed burning for lowland black spruce regeneration in northern Minnesota. *Canadian Journal of Forest Research* 14: 107-114.
- Arnup, R. 1987. Harvesting and Regeneration Option. Ecological Services for Planning Ltd., Guelph.
- Arocena, J. M., and C. Opio. 2003. Prescribed fire-induced changes in properties of sub-boreal forest soils. *Geoderma* 13: 1-16.
- Ballard, T. M. 2000. Impacts of forest management on northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133: 37-42.
- Bélanger, N., J. D. Macdonald, D. Paré, E. Thiffault, Y. Claveau, and W. H. Hendershot. 2006. Determination of exchangeable hydrogen ions in boreal shield soils of Quebec. *Canadian Journal of Soil Science* 86: 513-522.
- Bélanger, N., D. Paré, and S. H. Yamasaki. 2003. The soil acid-base status of boreal black spruce stands after whole-tree and stem-only harvesting. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 1874-1880.
- Bisbee, K., S. Gower, J. Norman, and E. Nordheim. 2001. Environmental controls on ground cover species composition and productivity in a boreal black spruce forest. *Oecologia* 129: 261-270.
- Bloom, R. G., and A. U. Mallik. 2006. Relationship between ericaceous vegetation and soil nutrient status in a post-fire *Kalmia angustifolia*-black spruce chronosequence. *Plant and Soil* 289: 211-227.
- Brady, N. C. 1984. The nature and properties of soils. 9th edition. Macmillan Publishing Company, New York.
- Brais, S. 2001. Persistence of Soil Compaction and Effects on Seedling Growth in Northwestern Quebec. *Soil Science Society of America Journal* 65: 1263-1271.
- Bulmer, C., M. G. Schmidt, B. Kishchuk, and C. Preston. 1998. Impacts of blading and burning site preparation on soil properties and site productivity in the sub-boreal spruce zone of Central British Columbia. Pacific Forestry Center.

- Carter, M.R. 1993. Soil sampling and methods of analysis. Lewis Publishers, Boca Raton.
- Certini, G. 2005. Effects of fire on properties of forest soils: A review. *Oecologia* 143: 1-10.
- Chen, H. Y. H., and Wang J.R. 2006. Post-harvest regeneration of lowland black spruce forests in northeastern Ontario. *New Forests* 31: 115-129.
- Chrosiewicz, Z. 1976. Burning for black spruce regeneration on a lowland cutover site in southeastern Manitoba. *Canadian Journal of Forest Research* 6: 179-187.
- Crawford, R. M. M., C. E. Jeffree, and W. G. Rees. 2003. Paludification and Forest Retreat in Northern Oceanic Environments. *Annals of Botany* 91: 213-226.
- De Grandpré, L., J. Morissette, and S. Gauthier. 2000. Long-Term Post-Fire Changes in the Northeastern Boreal Forest of Quebec. *Journal of Vegetation Science* 11: 791-800.
- Duchesne, L. C., and S. Wetzel. 1999. Effect of clear-cutting, prescribed burning and scarification on litter decomposition in an Eastern Ontario jack pine (*Pinus banksiana*) ecosystem. *International Journal of Wildland Fire* 9: 195-201.
- Dyck, W. J., and D. W. Cole. 1994. Strategies for determining consequences of harvesting and associated practices on long term productivity. Pages 13-40 in W. J. Dyck, D. W. Cole, and N. B. Comerford, editors. *Impacts of forest harvesting on long-term site productivity*. Chapman & Hall, London.
- Fenton, N., N. Lecomte, S. Legare, and Y. Bergeron. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management* 213: 151-159.
- Fenton, N., and Y. Bergeron. 2006. Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. *Journal of Vegetation Science* 17: 65-76.
- Foster, D. 1984. The dynamics of *Sphagnum* in forest and peatland communities in Southeastern Labrador, Canada. *Arctic* 37: 133-140.
- Groot, A., and B. J. Horton. 1994. Age and size structure of natural and second-growth peatland *Picea mariana* stands. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 225-233.
- Groot, A., and J.-P. Saucier. 2008. Volume increment efficiency of *Picea mariana* in northern Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 255: 1647-1653.

- Hornberg, G., M. Ohlson, and O. Zackrisson. 1995. Stand dynamics, regeneration patterns and long-term continuity in boreal old-growth *Picea abies* swamp-forests. *Journal of Vegetation Science* 6: 291-298.
- Inderjit, and A. U. Mallik. 2002. Can *Kalmia angustifolia* interference to black spruce (*Picea mariana*) be explained by allelopathy? *Forest Ecology and Management* 160: 75-84.
- Johnston, W. F. 1971. Broadcast burning slash favours black spruce reproduction on organic soil in Minnesota. *The Forestry Chronicle* 47: 33-36.
- Kranabetter, J. M., and A. M. Macada. 1998. Ten-year results from operational broadcast burning trials in Northwestern British Columbia. Ministry of Forests
- Kuhry, P. 1994. The Role of Fire in the Development of *Sphagnum*-Dominated Peatlands in Western Boreal Canada. *Journal of Ecology* 82: 899-910.
- Lavoie, M., D. Paré, and Y. Bergeron. 2007. Quality of growth substrates of post-disturbed lowland black spruce sites for black spruce (*Picea mariana*) seedling growth. *New Forests* 33: 207-209.
- Lavoie, M., D. Pare, N. Fenton, K. Taylor, A. Groot, and N. Foster. 2005. Paludification and forest management in the Northern Clay Section: a literature review. Technical Report 1, LAMF, Cochrane.
- Lavoie, M. M. 2005. Paludification and management of forested peatlands in Canada: A literature review. *Environmental reviews* 13: 21-50.
- Lecomte, N., M. Simard, Y. Bergeron, A. Larouche, H. Asnong, and P. J. H. Richard. 2005. Effects of fire severity and initial tree composition on understorey vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data. *Journal of Vegetation Science* 16: 665-674.
- Lussier, J.M., Morin, H., and Gagnon, R. 1992. Comparison of stem growth for adult black spruce *Picea mariana* following clear-cutting to stem growth of individuals originating from seeds after fire. *Canadian Journal of Forest Research* 22(10): 1524-1535.
- Mallik, A. U. 2003. Conifer Regeneration Problems in Boreal and Temperate Forests with Ericaceous Understory: Role of Disturbance, Seedbed Limitation, and Keytstone Species Change. *Critical Reviews in Plant Sciences* 22: 341-366.

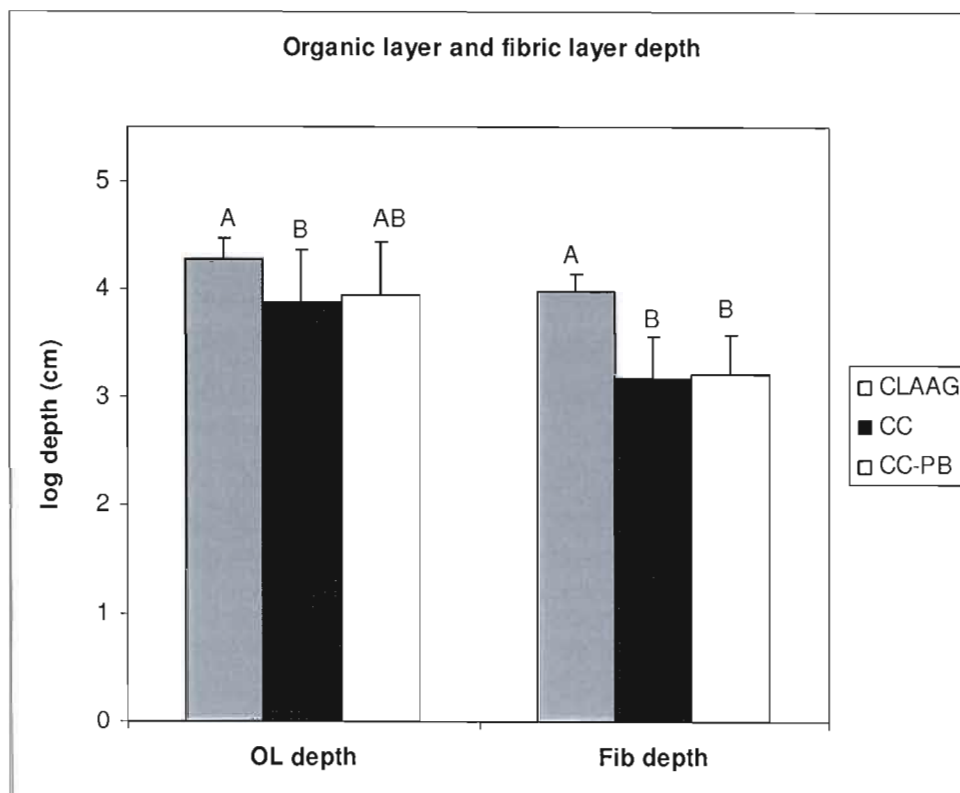
- Malmer, N., C. Albinsson, B. M. Svensson, and B. Wallén. 2003. Interferences between Sphagnum and vascular plants: effects on plant community structure and peat formation. *Oikos* 100: 469-482.
- Marshall, V. G. 2000. Impacts of forest harvesting on biological processes in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133: 43-60.
- McRae, D. J. 1995. Prescribed burning on black spruce sites can assist regeneration efforts. Canadian Forest Service, Sault Ste. Marie, Ontario.
- McRae, D. J. 1998. Effective control of bracken fern by prescribed fire. Pages 199-201 in Third International Conference on Forest Vegetation Management. Canadian Forest Service, Sault Ste. Marie.
- McRae, D. J., L. C. Duchesne, B. Freedman, T. J. Lynham, and S. Woodley. 2001. Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environmental reviews* 9: 223-261.
- Messier, C., R. Keenan, and J. P. Kimmins. 1995. The effects of soil mixing on soil nutrient status, recovery of competing vegetation and conifer growth on cedar-hemlock cutovers in coastal British Columbia. *New Forests* 9: 163-179.
- Miyaniishi, K., and E. A. Johnson. 2002. Process and patterns of duff consumption in the mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1285-1292.
- Morin, H., and R. Gagnon. 1992. Comparative growth and yield of layer- and seed-origin black spruce (*Picea mariana*) stands in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 465-473.
- Nguyen-Xuan, T., Y. Bergeron, D. Simard, J. W. Fyles, and D. Paré. 2000. The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western and central Quebec: A wildfire versus logging comparison. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1353-1364.
- OMNR. 1997. Silvicultural guide to managing for black spruce, jack pine and aspen on boreal forest ecosites in Ontario. version 1.1 edition. Ont. Min. Nat. Ressour., Toronto.
- Payette, S. 2001. Les principaux types de tourbières. Pages 39-89 in S. Payette and L. Rochefort, editors. *Ecologie des tourbières du Québec Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Québec.

- Pietikainen, J., and H. Fritze. 1993. Microbial biomass and activity in the humus layer following burning: short-term effects on two different fires. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1275-1286.
- Pietikainen, J., and H. Fritze. 1995. Clear-Cutting and Prescribed Burning in Coniferous Forest - Comparison of Effects On Soil Fungal and Total Microbial Biomass, Respiration Activity and Nitrification. *Soil Biology & Biochemistry* 27: 101-109.
- Pinheiro, J. C., and D. M. Bates. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer Science+Business Media, New York.
- Prescott, C. E., D. G. Maynard, and R. Laiho. 2000. Humus in northern forests: Friend or foe? *Forest Ecology and Management* 133: 23-36.
- Prévost, M., and D. Dumais. 2003. Croissance et statut nutritif de marcottes, de semis naturels et de plants d'épinette noire à la suite du scarifiage : résultats de 10 ans. (French). *Canadian Journal of Forest Research* 33: 2097-2107.
- Rocheffort, L., and E. Lode. 2006. Restoration of Degraded Boreal Peatlands. Pages 381-423 *Boreal Peatland Ecosystems*.
- Rowe, J. S. 1972. *Les régions forestières du Canada*. Environnement Canada, Service canadien des forêts, Administration centrale, Ottawa (Ontario).
- Roy, V., P. Y. Bernier, A. P. Plamondon, and J. C. Ruel. 1999. Effect of drainage and microtopography in forested wetlands on the microenvironment and growth of planted black spruce seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 563-574.
- Scherrer, B. 1984. *Biostatistique*. 2 edition. Gaetan Morin, Montréal Paris.
- Scheuner, E. T., F. Makeschin, E. D. Wells, and P. Q. Carter. 2004. Short-term impacts of harvesting and burning disturbances on physical and chemical characteristics of forest soils in western Newfoundland, Canada. *European Journal of Forest Research* 123: 321-331.
- Simard, D., J. W. Fyles, D. Paré, and T. Nguyen-Xuan. 2001. Impacts of clearcut harvesting and wildfire on soil nutrient status in the Quebec boreal forest. *Canadian journal of soil science* 81: 229-239.
- Simard, M., P. Y. Bernier, Y. Bergeron, D. Paré, and G. Lakhdar. 2009. Paludification dynamics in the boreal forest of the James Bay Lowlands: effect of time since fire and topography. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 546-552.

- Simard, M., N. Lecomte, Y. Bergeron, D. Paré, and P. Y. Bernier. 2007. Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications* 17: 1619-1637.
- Ste-Marie, C., and D. Paré. 1999. Soil, pH and N availability effects on net nitrification in the forest floors of a range of boreal forest stands. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 1579-1589.
- Taylor, K., R. Arnup, B. G. Merchant, W. J. Parton, and J. Nieppola. 2000. A field guide to forest ecosystems of northeastern Ontario. 2nd edition. Queen's Printer for Ontario, Ontario, Sudbury.
- Thiffault, E., N. Bélanger, D. Paré, and A. D. Munson. 2007. How do forest harvesting methods compare with wildfire? A case study of soil chemistry and tree nutrition in the boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 1658-1668.
- Thiffault, N., and R. Jobidon. 2006. How to shift unproductive *Kalmia angustifolia*-*Rhododendron groenlandicum* heath to productive conifer plantation. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 2364-2377.
- Turetsky, M. R. 2003. The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling. *The Bryologist* 106: 395-409.
- Vincent, J., and L. Hardy. 1977. L'évolution et l'extinction des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie Physique Quaternaire* 31: 357-372.
- Wardle, D. A., O. Zackrisson, and M. C. Nilsson. 1998. The charcoal effect in Boreal forests: Mechanisms and ecological consequences. *Oecologia* 115: 419-426.
- Weber, M. G., and S. W. Taylor. 1992. The use of prescribed fire in the management of Canada's forested lands. *The Forestry chronicle* 68: 324-335.
- Wiensczyk, A. 1992. A brief review of the issues surrounding full tree harvesting. Ontario Ministry of Natural Resources, Thunderbay.
- Yamasaki, S. H., J. W. Fyles, K. N. Egger, and B. D. Titus. 1998. The effect of *Kalmia angustifolia* on the growth, nutrition, and ectomycorrhizal symbiont community of black spruce. *Forest Ecology and Management* 105: 197-207.
- Zackrisson, O., M. C. Nilsson, and D. A. Wardle. 1996. Key ecological function of charcoal from wildfire in the boreal forest. *Oikos* 77: 10-19.

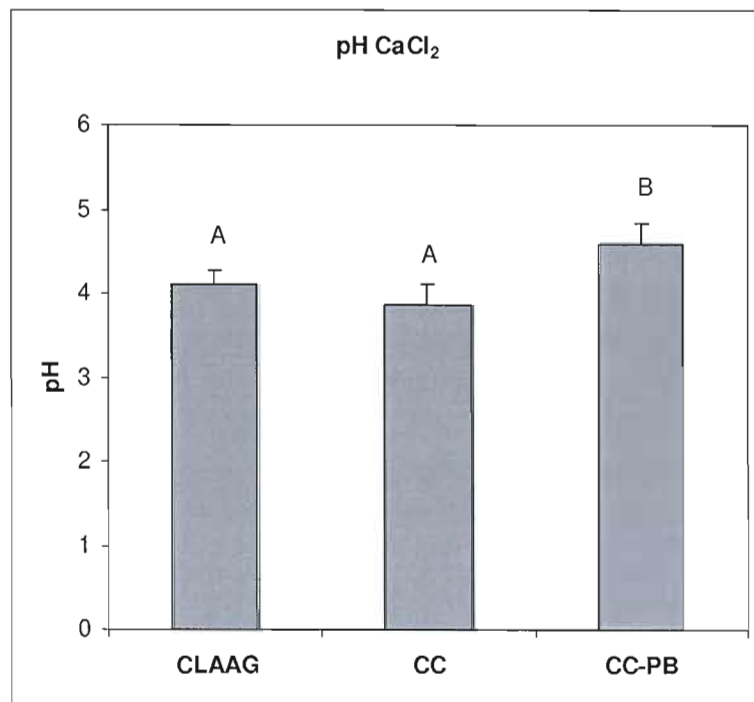
- Zarnovican, R. 1991. Accroissement en volume de l'épinette noire: précision de sa détermination. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 1816-1823.
- Zimmermann, S., and B. Frey. 2002. Soil respiration and microbial properties in an acid forest soil: effects of wood ash. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 1727-1737.

Figure 1.1 Organic layer and fibric layer (Of) depth values (log) estimated by mixed models per treatment type.



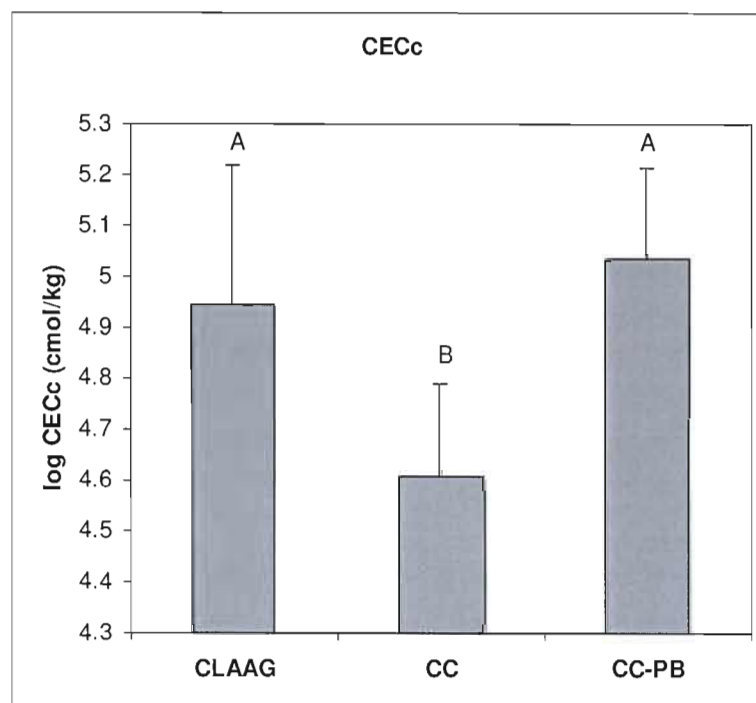
CLAAG = Careful Logging Around Advanced Growth, CC = summer clear cut, CC-PB = winter clear cut followed by prescribed burning. Error bars are the model standard errors; different letters indicate significant difference ($P < 0.1$).

Figure 1.2 pH CaCl₂ of organic soil estimated values by mixed models per treatment type.



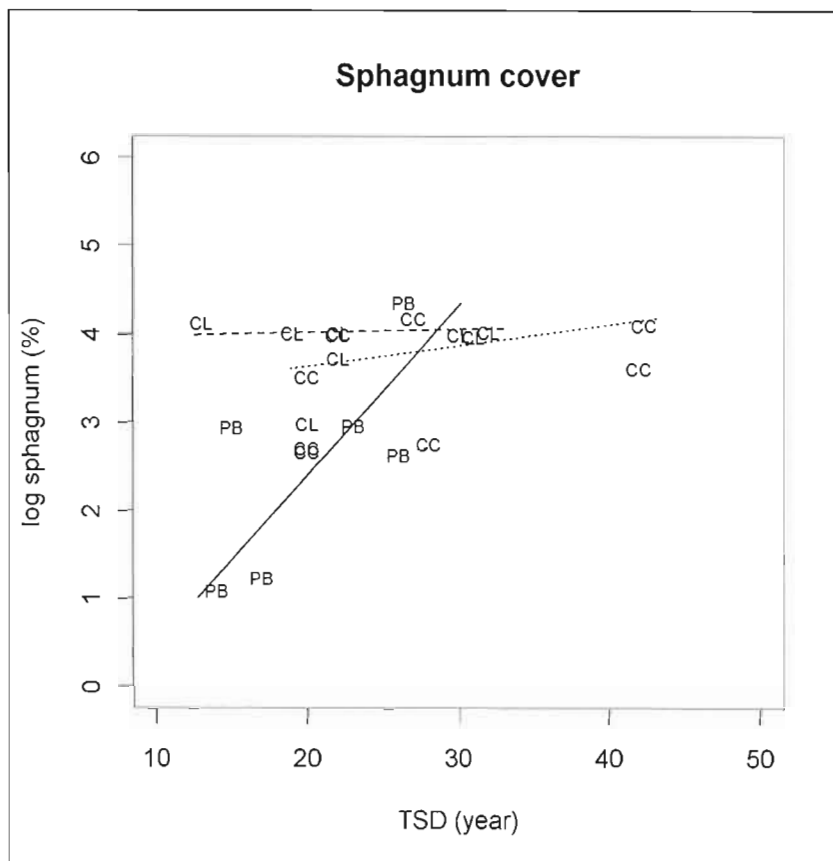
Organic layer sampled in root zone (~20 cm depth). Error bars are the model standard errors; different letters indicate significant difference ($P < 0.1$). Treatment description see fig. 1.1.

Figure 1.3 CECc of organic soil (log cmol/kg) estimated values by mixed models per treatment type.



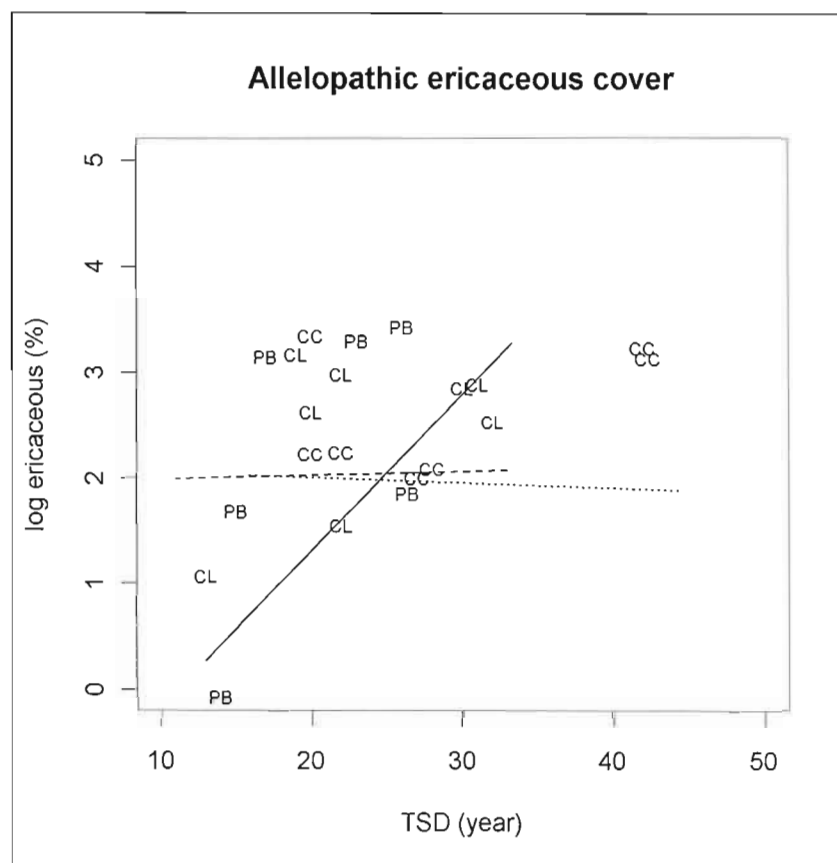
Error bars are the model standard errors; different letters indicate significant difference ($P < 0.1$). Treatment description see fig.1.1.

Figure 1.4 *Sphagnum* spp. cover (log transformed) in relation to time since disturbance per treatment type.



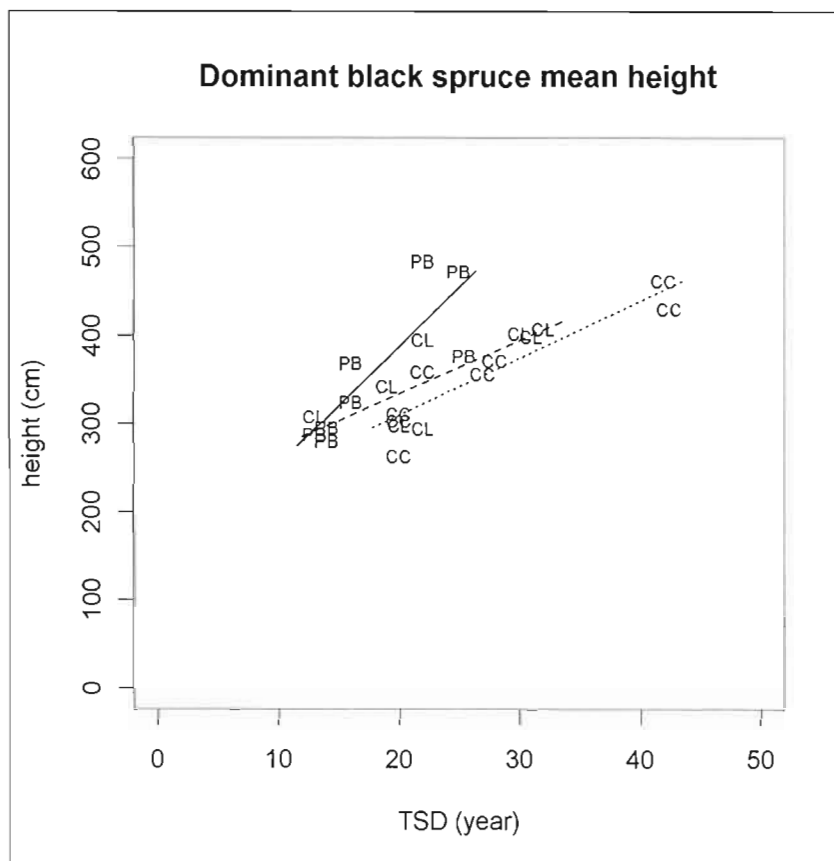
CL=CLAAG average of site, dashed regression line. CC=CC average of site, dotted regression line. PB=CC-PB average of site, continuous regression line; CC-PB slope is significantly different from CC and CLAAG regression lines slopes. Treatment description see fig.1.1.

Figure 1.5 Allelopathic ericaceous spp. cover (log transformed) in relation to time since disturbance per treatment type.



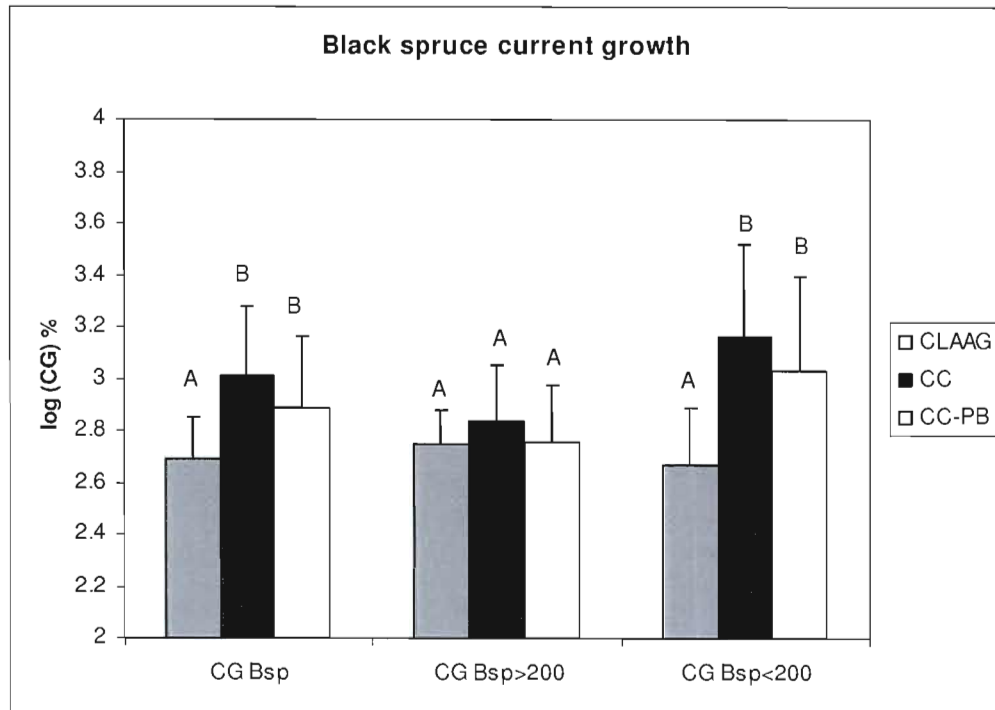
CL=CLAAG average of site, dashed regression line. CC=CC average of site, dotted regression line. PB=CC-PB average of site, continuous regression line; CC-PB slope is significantly different from CC and CLAAG regression lines slopes. Treatment description see fig.1.1.

Figure 1.6 Mean height of dominant black spruce (>200cm) in relation to time since disturbance per treatment type.



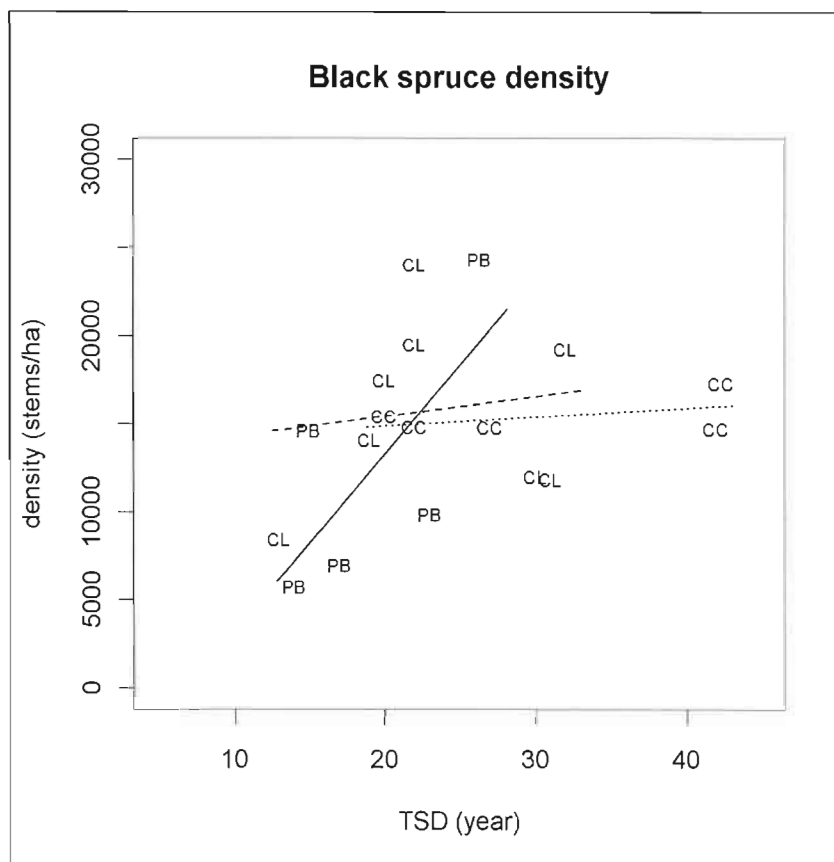
CL=CLAAG average of site, dashed regression line. CC=CC average of site, dotted regression line. PB=CC-PB average of site, continuous regression line; CC-PB slope is significantly different from CC and CLAAG regression lines slopes. Treatment description see fig.1.1.

Figure 1.7 Black spruce current growth (CG) for all stems (CG BSp), dominant stems (CG BSp>200) and suppressed stems (CG BSp <200), estimated values by mixed model per treatment type.



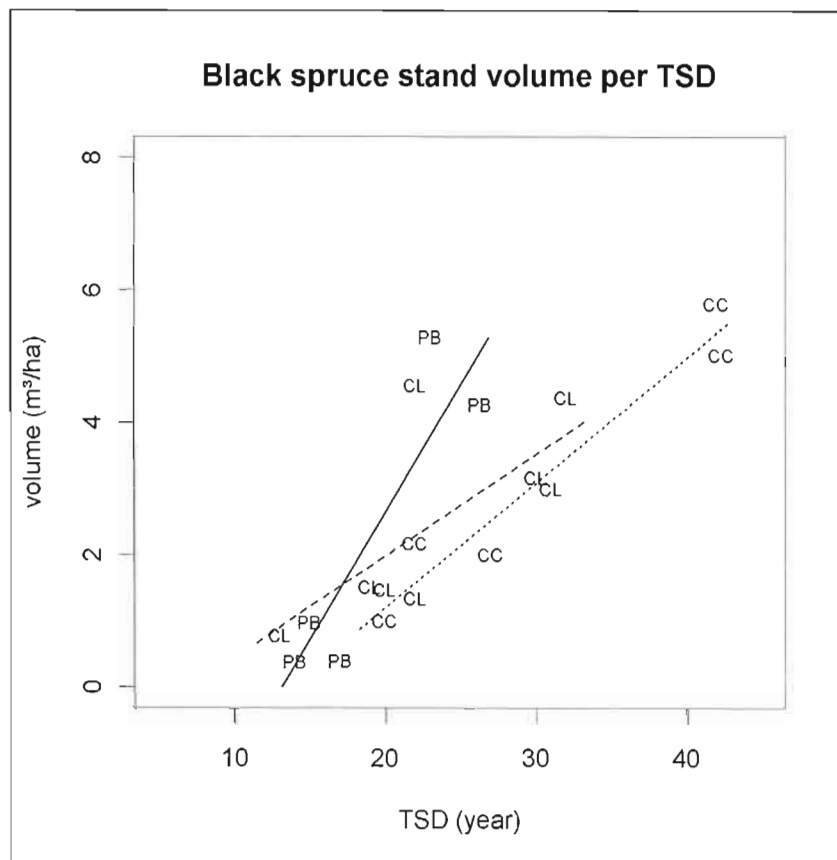
Error bars are the model standard errors; different letters signify significant difference ($P<0.1$). Treatment description see fig.1.1.

Figure 1.8 Black spruce density (stems/ha) in relation to time since disturbance per treatment type



CL=CLAAG average of site, dashed regression line. CC=CC average of site, dotted regression line. PB=CC-PB average of site, continuous regression line; CC-PB slope is significantly different from CC and CLAAG regression lines slopes. Treatment description see fig.1.1.

Figure 1.9 Black spruce stand volume (m^3/ha) in relation to time since disturbance per treatment type.



CL=CLAAG average of site, dashed regression line; CC=CC average of site, dotted regression line. PB=CC-PB average of site, continuous regression line; CC-PB slope is significantly different from CC and CLAAG regression lines slopes. Treatment description see fig.1.1.

Table 1.1 Description of site characteristics for each treatment type.

Treatment	site	TSD	Planted	FEC	sphagnum	ericaceous	organic layer depth	Bsp H	density Bsp	BUI	moisture regime	mineral soil texture
CLAAG	O01	30	no	11	59	23	59	255	12033	-	7/6	SiC
	O02	31	no	9p	62	23	78	245	11867	-	7	SiC
	O03	22	no	8	52	26	54	201	19533	-	7/6	SiCL/SiC
	O05	32	no	9p	67	22	64	241	19267	-	7/6	SiC
	O40	22	yes	8-11	62	10	109	180	24067	-	7	SiC
	O52	13	yes	12	66	10	111	188	8493	-	7	SiC/C
	O53	19	yes	8-9p	66	27	78	197	14111	-	7	SiC
	O55	20	no	8-11	41	27	66	191	17467	-	7/6	SiC
CC	O15	42	no	9p	65	25	51	210	17333	-	7/6	SiC
	O16	42	no	9p	62	29	27	253	14733	-	6	SCL
	O19	28	no	11	34	21	59	280	4433	-	NA	NA
	O22	27	no	11	77	25	56	188	14800	-	7/6	SiC
	O23	20	no	9p	24	7	37	145	5100	-	NA	NA
	O25	20	yes	11	40	18	49	239	4250	-	NA	NA
	O50	22	yes	11	58	20	73	219	14835	-	7	SiC
	O54	20	yes	8-11	41	34	73	172	15456	-	7	SiCL/SiC
PB	O10	15	yes	8-11	3	1	102	214	3467	41.2	NA	NA
	O31	26	yes	8	29	41	71	262	3600	20	NA	NA
	O32	17	yes	8	0	0	18	326	1700	28	NA	NA
	O33	14	yes	9-13p	14	10	36	216	5742	30	NA	SiCL/SiC
	O35	23	yes	11	41	32	52	331	9867	45	7	SiC
	O36	26	yes	12	79	11	94	221	24333	53	7	SiC
	O37	15	no	11	33	13	92	181	14633	30	7	SiC
	O38	17	no	8-11	7	31	45	140	7011	41.2	7/6	SiC/SiCL

TSD = Time Since Disturbance; sphagnum and ericaceous percentage cover; OL = organic layer depth (cm); Bsp H = Black spruce mean height (cm); density = black spruce density (stem/Ha); BUI = Build Up Index (Stocks et al. 1989); moisture regime 6 = poor, 7 = very poor; soil texture S = sandy, L = loam, Si = silt and C = clay; NA = Not available. CLAAG = Careful Logging Around Advanced Growth, CC = summer clear cut, CC-PB = winter clear cut followed by prescribed burning.

* Forest Ecosystem Classification, Taylor, 2000

Table 1.2 Parameters and model estimates for organic soil profiles per treatment type.

	mean	sd	cv		estimates	t	P
organic layer depth (cm)							
CLAAG	78	30	0.39	CLAAG	4.27	27.64	0.00
CC	53	21	0.40	CC vs CLAAG	-0.39	-1.78	0.09
CC-PB	62	37	0.60	CC-PB vs CLAAG	-0.33	-1.50	0.15
				CC-PB vs CC	0.06	0.25	0.81
Fib width (cm)							
CLAAG	57	22	0.39	CLAAG	3.98	19.89	0.00
CC	30	18	0.60	CC vs CLAAG	-0.80	-2.82	0.01
CC-PB	31	18	0.58	CC-PB vs CLAAG	-0.78	-2.64	0.02
				CC-PB vs CC	0.02	0.07	0.95
Hum width (cm)							
CLAAG	5	6	1.32	CLAAG	3.33	5.30	0.00
CC	12	12	1.06	CC vs CLAAG	0.95	2.38	0.03
CC-PB	18	22	1.20	CC-PB vs CLAAG	0.82	2.05	0.05
				CC-PB vs CC	-0.45	-0.37	0.72
				TSD	-0.08	-3.35	<0.01
Q							
CLAAG	0.24	0.16	0.68	CLAAG	0.90	1.08	0.28
CC	0.42	0.28	0.67	CC vs CLAAG	1.11	2.06	0.05
CC-PB	0.55	0.30	0.54	CC-PB vs CLAAG	1.29	2.36	0.03
				CC-PB vs CC	0.15	0.20	0.85
				TSD	-0.09	-2.84	0.01
	median				estimates	t	P
VP20							
CLAAG	2			CLAAG	0.70	6.13	0.00
CC	3			CC vs CLAAG	0.16	0.89	0.39
CC-PB	3			CC-PB vs CLAAG	0.36	1.97	0.07
				CC-PB vs CC	0.09	0.39	0.70
VP60							
CLAAG	4			CLAAG	1.49	35.38	0.00
CC	5			CC vs CLAAG	0.24	3.45	<0.01
CC-PB	5			CC-PB vs CLAAG	0.27	3.80	<0.01
				CC-PB vs CC	0.04	0.35	0.74

sd = standard deviation; cv = coefficient of variation; Fib = fibric layer; Hum = humic layer; Q = organic soil quality ratio; VP20 and VP60 = Von Post Index at 20 and 60cm depth, median value; Organic layer depth, fibric width and humic width estimates are log transformed. Level of comparison for t and P value is CLAAG; bold P values are significant. Treatment description see table 1.1.

Table 1.3 Parameters and model estimates for organic layer acidity, total carbon and nitrogen content (%) per treatment type.

	mean	sd	cv		estimates	t	P
pH H₂O							
CLAAG	4.67	0.60	0.13	CLAAG	4.67	26.45	0.00
CC	4.39	0.79	0.18	CC vs CLAAG	-0.29	-1.15	0.26
PB	5.10	0.87	0.17	CC-PB vs CLAAG	0.43	1.72	0.10
				CC-PB vs CC	0.72	2.56	0.02
pH CaCl₂							
CLAAG	4.10	0.64	0.16	CLAAG	4.10	23.29	0.00
CC	3.88	0.86	0.22	CC vs CLAAG	-0.23	-0.92	0.37
PB	4.56	0.92	0.20	CC-PB vs CLAAG	0.47	1.89	0.07
				CC-PB vs CC	0.70	2.54	0.02
C tot (%)							
CLAAG	46.35	2.89	0.06	CLAAG	50.29	20.37	0.00
CC	46.79	2.65	0.06	CC vs CLAAG	-5.44	-1.68	0.11
PB	44.61	3.83	0.09	CC-PB vs CLAAG	-9.18	-2.54	0.02
				CC-PB vs CC	-3.77	-0.99	0.34
				TSD:CLAAG	-0.17	-1.65	0.11
				TSD:CC vs TSD:CLAAG	0.24	1.91	0.06
				TSD:CC-PB vs TSD:CLAAG	0.35	2.07	0.04
				TSD:CC-PB vs TSD:CC	0.11	0.64	0.52
N tot (%)							
CLAAG	1.26	0.39	0.31	CLAAG	1.26	11.21	0.00
CC	1.21	0.39	0.32	CC vs CLAAG	-0.05	-0.31	0.76
PB	1.17	0.40	0.34	CC-PB vs CLAAG	-0.06	-0.40	0.69
				CC-PB vs CC	-0.01	-0.08	0.94
CN ratio							
CLAAG	42.00	19.93	0.47	CLAAG	3.66	32.00	0.00
CC	44.98	22.79	0.51	CC vs CLAAG	0.06	0.35	0.73
PB	45.51	25.50	0.56	CC-PB vs CLAAG	0.02	0.15	0.88
				CC-PB vs CC	-0.03	-0.18	0.86

sd = standard deviation; cv = coefficient of variation. CN ratio estimate is log transformed. Level of comparison for t and P value is CLAAG; bold P values are significant. Treatment description see table 1.1.

Table 1.4 Parameters and model estimates for organic nutrient analysis (CECc, BSc, Ca, Mg, K, P) per treatment type.

	mean	sd	cv		estimates	t	P
CECc (cmol/ml)							
CLAAG	96.67	47.97	0.50	CLAAG	4.94	17.90	0.00
CC	67.95	47.23	0.70	CC vs CLAAG	-0.34	-1.86	0.08
PB	121.49	66.20	0.54	CC-PB vs CLAAG	0.09	0.49	0.63
				CC-PB vs CC	0.39	1.84	0.09
				TSD	-0.02	-1.99	0.05
BSc							
CLAAG	0.97	0.03	0.03	CLAAG	2.77	43.62	0.00
CC	0.92	0.07	0.07	CC vs CLAAG	-0.10	-2.47	0.02
PB	0.95	0.06	0.06	CC-PB vs CLAAG	-0.05	-1.12	0.27
				CC-PB vs CC	0.05	0.83	0.42
				TSD	-0.01	-2.68	0.01
Ca (cmol/ml)							
CLAAG	78.04	42.79	0.55	CLAAG	4.90	16.09	0.00
CC	51.12	41.46	0.81	CC vs CLAAG	-0.41	-2.05	0.05
PB	100.80	60.24	0.60	CC-PB vs CLAAG	0.07	0.34	0.73
				CC-PB vs CC	0.43	1.85	0.09
				TSD	-0.03	-2.54	0.01
Mg (cmol/ml)							
CLAAG	14.17	7.02	0.50	CLAAG	2.53	16.68	0.00
CC	10.19	7.90	0.77	CC vs CLAAG	-0.46	-2.14	0.04
PB	15.79	8.57	0.54	CC-PB vs CLAAG	0.04	0.19	0.85
				CC-PB vs CC	0.50	2.15	0.05
K (cmol/ml)							
CLAAG	0.89	0.84	0.95	CLAAG	-1.46	-2.45	0.02
CC	1.63	1.18	0.72	CC vs CLAAG	0.48	1.24	0.23
PB	0.87	0.75	0.86	CC-PB vs CLAAG	0.18	0.46	0.65
				CC-PB vs CC	-0.44	-0.88	0.40
				TSD	0.04	1.78	0.08
P (cmol/ml)							
CLAAG	0.02	0.01	0.63	CLAAG	-3.67	-22.45	0.00
CC	0.04	0.04	1.05	CC vs CLAAG	0.38	1.63	0.12
PB	0.02	0.02	0.85	CC-PB vs CLAAG	0.03	0.13	0.90
				CC-PB vs CC	-0.34	-1.24	0.23

sd = standard deviation; cv = coefficient of variation. Cation Exchange Capacity corrected (CECc), Ca and Mg estimates are log transformed; Base Saturation corrected (BSc) estimates are exponential transformed. Bold P values are significant. Treatment description see table 1.1.

Table 1.5 Parameters and model estimates for understory vegetation cover (%) per treatment type.

	mean	sd	cv		estimates	z	P
<i>Sphagnum</i> spp %							
CLAAG	59.35	27.53	0.46	CLAAG	3.96	3.57	0.00
CC	50.02	30.15	0.60	CC vs CLAAG	-0.79	-0.55	0.59
CC-PB	25.77	31.38	1.22	CC-PB vs CLAAG	-5.40	-3.32	0.00
				CC-PB vs CC	-4.94	-2.42	0.02
				TSD:CLAAG	0.00	0.08	0.94
				TSD:CC vs TSD:CLAAG	0.02	0.36	0.72
				TSD:CC-PB vs TSD:CLAAG	0.19	2.51	0.01
				TSD:CC-PB vs TSD:CC	0.18	1.97	0.05
<i>Allelopathic Ericaceous</i> spp %							
CLAAG	40.09	25.88	0.65	CLAAG	1.95	1.48	0.14
CC	39.40	25.58	0.65	CC vs CLAAG	0.14	0.08	0.93
CC-PB	36.06	33.62	0.93	CC-PB vs CLAAG	-3.61	-1.85	0.06
				CC-PB vs CC	-3.91	-1.69	0.09
				TSD:CLAAG	0.04	0.69	0.49
				TSD:CC vs TSD:CLAAG	-0.01	-0.13	0.90
				TSD:CC-PB vs TSD:CLAAG	0.14	1.61	0.10
				TSD:CC-PB vs TSD:CC	0.16	1.52	0.13
Balsam fir (<2m) %							
CLAAG	6.41	11.90	1.86	CLAAG	0.88	1.15	0.25
CC	5.02	10.95	2.18	CC vs CLAAG	-1.17	-1.06	0.29
CC-PB	1.24	6.51	5.26	CC-PB vs CLAAG	-4.61	-3.69	0.00
				CC-PB vs CC	-4.03	-2.12	0.03

sd = standard deviation; cv = coefficient of variation; level of comparison for z and P value is CLAAG; bold P values are significant. Allelopathic ericaceous cover is the sum of the percentage covers of *Kalmia angustifolia* and *Rhododendrum groenlandicum*. Treatment description see table 1.1.

Table 1.6 Parameters and model estimates for black spruce (Bsp) measurements per treatment type.

	Mean	sd	cv		estimates	t	P
H Bsp (cm)							
CLAAG	209	149	0.72	CLAAG	5.12	70.57	0.00
CC	205	151	0.74	CC vs CLAAG	0.02	0.22	0.83
CC-PB	215	145	0.67	CC-PB vs CLAAG	0.13	1.27	0.22
				CC-PB vs CC	0.11	0.88	0.40
dbh (mm)							
CLAAG	30	22	0.76	CLAAG	3.10	24.54	0.00
CC	31	24	0.76	CC vs CLAAG	0.14	0.75	0.46
CC-PB	32	24	0.74	CC-PB vs CLAAG	0.25	1.40	0.18
				CC-PB vs CC	0.12	0.56	0.59
H Bsp>200 (cm)							
CLAAG	354	129	0.37	CLAAG	5.46	41.94	0.00
CC	362	142	0.39	CC vs CLAAG	-0.07	-0.38	0.71
CC-PB	351	124	0.35	CC-PB vs CLAAG	-0.23	-1.22	0.24
				CC-PB vs CC	-0.17	-0.90	0.38
				TSD:CLAAG	0.02	2.86	0.01
				TSD:CC vs TSD:CLAAG	0.00	0.02	0.99
				TSD:CC-PB vs TSD:CLAAG	0.02	2.04	0.05
				TSD:CC-PB vs TSD:CC	0.02	2.16	0.04
dbh Bsp>200 (mm)							
CLAAG	39	21	0.54	CLAAG	3.17	24.13	0.00
CC	41	22	0.54	CC vs CLAAG	-0.02	-0.19	0.85
CC-PB	42	21	0.51	CC-PB vs CLAAG	0.25	2.83	0.01
				CC-PB vs CC	0.29	2.61	0.02
				TSD	0.02	3.04	0.00

sd = standard deviation; cv=coefficient of variation; H= height (cm); dbh=diameter at breast height (mm); Bsp>200 = black spruce over 200cm. Estimates are log transformed. Level of comparison for t and P value is CLAAG; bold P values are significant. Treatment description see table 1.1.

Table 1.7 Parameters and model estimates for black spruce current growth (CG) per treatment type.

	mean	sd	cv		estimates	t	P
CG Bsp (cm/y)							
CLAAG	4.79	2.43	0.51	CLAAG	2.69	16.27	0.00
CC	5.34	3.39	0.64	CC vs CLAAG	0.32	2.96	0.01
CC-PB	7.33	3.10	0.42	CC-PB vs CLAAG	0.20	1.80	0.09
				CC-PB vs CC	-0.16	-1.09	0.30
				TSD	-0.05	-8.63	0.00
CG Bsp>200 (cm/y)							
CLAAG	5.58	1.87	0.34	CLAAG	2.75	20.53	0.00
CC	5.37	2.54	0.47	CC vs CLAAG	0.09	1.02	0.32
CC-PB	7.50	2.53	0.34	CC-PB vs CLAAG	0.01	0.07	0.94
				CC-PB vs CC	-0.13	-1.17	0.26
				TSD	-0.05	-9.18	0.00
CG Bsp<200 (cm/y)							
CLAAG	4.28	2.61	0.61	CLAAG	2.67	12.26	0.00
CC	5.33	3.78	0.71	CC vs CLAAG	0.49	3.45	0.00
CC-PB	7.21	3.43	0.48	CC-PB vs CLAAG	0.37	2.52	0.02
				CC-PB vs CC	-0.14	-0.70	0.50
				TSD	-0.06	-7.31	0.00

sd = standard deviation; cv = coefficient of variation; CG = ratio of internodal distance per tree height (%); Bsp = Black spruce; Bsp>200 = black spruce over 200cm; Bsp<200 = black spruce under 200cm. Estimates are log transformed. Level of comparison for t and P value is CLAAG; bold P values are significant. Treatment description see table 1.1.

Table 1.8 Parameters and model estimates for foliar analyses; total nitrogen content (%), carbon nitrogen ratio and phosphorus content (g/Kg) per treatment type.

	mean	sd	cv		estimates	t	P
N (%)							
CLAAG	0.88	0.12	0.13	CLAAG	1.06	12.64	0.00
CC	0.82	0.12	0.14	CC vs CLAAG	-0.04	-0.96	0.35
CC-PB	0.93	0.16	0.17	CC-PB vs CLAAG	0.01	0.17	0.86
				CC-PB vs CC	0.05	1.08	0.30
				TSD	-0.01	-2.30	0.03
CN							
				model estimates		t	P
CLAAG	61.03	7.26	0.12	CLAAG	3.97	65.95	0.00
CC	63.91	8.40	0.13	CC vs CLAAG	0.02	0.41	0.69
CC-PB	57.71	9.59	0.17	CC-PB vs CLAAG	-0.04	-0.97	0.34
				CC-PB vs CC	-0.04	-0.88	0.40
				TSD	0.01	2.41	0.02
P (g/Kg)							
CLAAG	0.98	0.30	0.30	CLAAG	0.98	10.07	0.00
CC	1.15	0.36	0.31	CC vs CLAAG	0.17	1.20	0.25
CC-PB	1.36	0.40	0.29	CC-PB vs CLAAG	0.38	2.67	0.02
				CC-PB vs CC	0.21	1.25	0.24

sd = standard deviation; cv = coefficient of variation; CN = carbon nitrogen ratio; P= phosphorus content. Level of comparison for t and P value is CLAAG; bold P values are significant. Treatment description see table 1.1.

Table 1.9 Parameters and model estimates for black spruce density (stem/ha), stem volume (cm³) and stand volume (m³/ha) per treatment type.

	mean	sd	cv		estimates	t	P
Bsp density							
CLAAG	15855	6158	0.39	CLAAG	9.36	19.24	0.00
CC	11368	6257	0.55	CC vs CLAAG	0.20	0.28	0.78
CC-PB	8794	8088	0.92	CC-PB vs CLAAG	-1.79	-2.21	0.04
				CC-PB vs CC	-1.99	-2.40	0.04
				TSD:CLAAG	0.01	0.50	0.62
				TSD:CC vs TSD:CLAAG	-0.01	-0.33	0.75
				TSD:CC-PB vs TSD:CLAAG	0.08	1.95	0.06
				TSD:CC-PB vs TSD:CC	0.08	2.28	0.04
Stem vol Bsp							
CLAAG	266.78	598.54	2.24	CLAAG	3.21	5.18	0.00
CC	335.00	826.52	2.47	CC vs CLAAG	0.14	0.33	0.74
CC-PB	285.29	491.58	1.72	CC-PB vs CLAAG	0.77	1.85	0.08
				CC-PB vs CC	0.60	1.03	0.32
				TSD	0.04	1.73	0.09
stand vol Bsp							
CLAAG	2.53	1.70	0.67	CLAAG	-1.13	-1.97	0.06
CC	3.20	2.23	0.70	CC vs CLAAG	0.03	0.03	0.97
CC-PB	2.27	2.29	1.01	CC-PB vs CLAAG	-2.79	-2.93	0.01
				CC-PB vs CC	-2.81	-2.55	0.03
				TSD:CLAAG	0.08	3.33	0.00
				TSD:CC vs TSD:CLAAG	-0.01	-0.41	0.68
				TSD:CC-PB vs TSD:CLAAG	0.14	3.03	0.00
				TSD:CC-PB vs TSD:CC	0.15	3.07	0.01

sd = standard deviation; cv = coefficient of variation; Bsp = black spruce. Estimates are log transformed. Level of comparison for t and P value is CLAAG; bold P values are significant. Treatment description see table 1.1. Treatment description see table 1.1.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le principal objectif de cette étude était de comparer les effets à moyen terme de différents traitements sylvicoles sur la paludification et les conséquences sur la croissance de l'épinette noire dans les peuplements paludifiés de la ceinture d'argile de l'est du Canada. La paludification est un phénomène naturel accompagnant la succession forestière de la pessière à mousse menant à une perte de potentiel forestier (Simard et al. 2009). Actuellement, les types de récolte appliqués dans la ceinture d'argile semblent accélérer la paludification mais seule l'évaluation des effets à long terme permet de vérifier la qualité de l'aménagement forestier (Drapeau et al. 2008). Or, ce type d'étude peut s'effectuer soit grâce à des dispositifs de placettes permanentes, généralement coûteux, ou à l'aide d'études rétrospectives comme celle que nous avons effectuée lors de ce projet. Toutefois cela nécessite un effort accru dans la sélection des sites, car il faut s'assurer de la similarité des sites d'études afin de pouvoir réellement évaluer l'impact des traitements étudiés, et non des différences dues à un biais de sélection. En utilisant les archives de nos partenaires industriels et gouvernementaux, ainsi qu'en étudiant des caractéristiques n'ayant pas été affectées par le type de traitement, nous avons vérifiés que nos sites étaient comparables avant perturbations permettant dès lors de comparer les effets des traitements sylvicoles. Ainsi les résultats de cette étude permettent d'évaluer la pertinence de l'utilisation d'un traitement plutôt qu'un autre dans le cadre de l'aménagement durable des forêts paludifiées.

Les résultats de cette étude contribuent à montrer que les pratiques sylvicoles devraient être adaptées en fonction des caractéristiques locales des peuplements exploités (Fenton et al. 2009). En effet, dans la pessière noire de la ceinture d'argile, les récoltes avec protection du sol ne perturbent pas assez le sol organique ce qui peut mener à une perte de potentiel forestier. Si l'on veut conserver les processus écologiques en jeu dans le maintien de la productivité forestière, il faut perturber le sol et le sous-bois avec une perturbation mécanique ou un brûlage dirigé après coupe. De plus, nos résultats montrent que cette dernière préparation de terrain a des effets à long terme sur la biochimie du sol, notamment au niveau de l'acidité de la couche organique probablement grâce aux propriétés chimiques du charbon

et des cendres. Ces legs biologiques retrouvés après brûlage dirigé montre sa similarité avec la perturbation naturelle de la forêt boréale qu'est le feu (McRae et al. 2001).

Les interactions entre les plantes sont grandement en jeu dans le phénomène de paludification comme l'a montré l'étude de Fenton et Bergeron (2006). Ainsi les sphaignes et les éricacées limitent la croissance des arbres dans les peuplements d'épinette noire au travers de relations complexes (Foster 1984; Mallik 2003). Notre étude montre que le brûlage dirigé contrôle le recouvrement en sphaigne et a le potentiel de réduire la quantité d'éricacées. De plus, nous avons porté une attention particulière au sapin baumier suite à la demande de nos partenaires industriels qui s'inquiètent de l'importance grandissante du sapin baumier dans les parterres de coupe post-CLAAG car c'est une espèce de seconde-venue ayant peu d'intérêt économique. Le brûlage dirigé, comme son homologue naturel le feu de forêt, diminue l'ensapinage. En terme de communauté végétale, le brûlage dirigé semble donc reproduire les effets d'un feu, ce que ne font pas la coupe CLAAG ni la coupe totale (Nguyen-Xuan et al. 2000).

Ainsi l'amélioration des conditions édaphiques et le contrôle des sphaignes semblent avoir des effets positifs sur la croissance de l'épinette noire sur les sites issus de brûlages. Notons que ces effets sont toujours perceptibles 20 à 40 ans après le traitement. Néanmoins, les mécanismes ayant mené à cette croissance supérieure après les brûlages dirigés ne sont pas encore clarifiés. Des analyses de tiges afin de modéliser la croissance et des analyses de pistes ont été réalisées en parallèle au chapitre 1 pour apporter des éléments de réponses (Annexe A).

Implications pour l'aménagement forestier

Dans le contexte actuel de gestion durable des forêts, ce mémoire peut s'apparenter à une évaluation des pratiques sylvicoles. Notre étude a montré que dans la ceinture d'argile de l'Est du Canada, les pratiques perturbant le sol sont celles qui permettraient de conserver le potentiel forestier durablement. De plus, le brûlage dirigé pourrait être un outil efficace pour

simuler les effets des perturbations naturelles dans le cadre d'un aménagement forestier écosystémique, notamment par ces effets biochimiques sur le sol et l'impact sur la communauté végétale du sous-bois.

L'allongement récent du cycle de feu dans la ceinture d'argile (Bergeron et al. 2006) et les prévisions climatiques associées au changement global semblent indiquer que la proportion de peuplements paludifiés va aller en augmentant (Ali et al. 2009; Weber and Flannigan 1997). Appliquer des traitements sylvicoles capables de limiter la paludification sera d'autant plus nécessaire. Le brûlage dirigé, de part sa ressemblance avec le feu naturel, permet de conserver des processus écologiques nécessaires à la résilience ainsi qu'au maintien de la biodiversité (Faivre et al., soumis) et de la productivité de l'écosystème forestier (Uotila et al. 2005; Zackrisson et al. 1996). De plus le gain en croissance de l'épinette noire suivant le brûlage dirigé semble perdurer dans le temps, ce qui pourrait justifier cette pratique coûteuse.

Néanmoins il faudra effectuer un effort de communication et d'éducation considérable pour faire accepter cette pratique controversée au Québec. Malgré son utilisation dans les Parcs Canada à des fins de restauration, le brûlage dirigé comme pratique sylvicole pour remettre en production les sites paludifiés ne fait pas partie des outils disponibles pour l'aménagiste forestier. Nous espérons que ce mémoire aura pu apporter un élément de connaissance en plus pour évaluer le bien fondé de cette préparation de terrain, qui en plus de conserver le potentiel de productivité forestière, a des similitudes écologiques indéniables avec le feu de forêt et peut servir pour restaurer les processus de l'écosystème forestier boréal. Mais avant d'appliquer le brûlage dirigé ou tout autre méthode de remise en production des forêts paludifiées, il faut d'abord savoir quelle est la proportion naturelle des forêts paludifiées dans le paysage pour pouvoir en conserver les attributs écologiques, notamment sa biodiversité.

RÉFÉRENCES

- Ali, A., C. Carcaillet, and Y. Bergeron. 2009. Long-term fire frequency variability in the eastern Canadian boreal forest: the influences of climate vs. local factors. *Global Change Biology* 15: 1230-1241.
- Bergeron, Y., D. Cyr, C. R. Drever, M. Flannigan, S. Gauthier, D. Kneeshaw, E. Lauzon, A. Leduc, H. Le Goff, D. Lesieur, and K. Logan. 2006. Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: Implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 2737-2744.
- Bergeron, Y., S. Gauthier, M. Flannigan, and V. Kafka. 2004. Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology* 85: 1916-1932.
- Bergeron, Y., S. Gauthier, V. Kafka, P. Lefort, and D. Lesieur. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 384-391.
- Bergeron, Y., B. Harvey, A. Leduc, and S. Gauthier. 1999. Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: Stand- and forest level considerations. *The Forestry chronicle* 75: 49-54.
- Bloom, R. G., and A. U. Mallik. 2006. Relationship between ericaceous vegetation and soil nutrient status in a post-fire *Kalmia angustifolia*-black spruce chronosequence. *Plant and Soil* 289: 211-227.
- Brais, S., D. Paré, and R. Ouimet. 2000. Impacts of wild fire severity and salvage harvesting on the nutrient balance of jack pine and black spruce boreal stands. *Forest Ecology and Management* 137: 231-243.
- Chen, H. Y. H., and Wang J.R. 2006. Post-harvest regeneration of lowland black spruce forests in northeastern Ontario. *New Forests* 31: 115-129.
- Clymo, R. S., and J. G. Duckett. 1986. Regeneration of *Sphagnum*. *New Phytologist* 102: 589-615.

- Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. 2004. Rapport de la Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. Gouvernement du Québec, Québec.
- Crawford, R. M. M., C. E. Jeffree, and W. G. Rees. 2003. Paludification and Forest Retreat in Northern Oceanic Environments. *Annals of Botany* 91: 213-226.
- De Grandpré, L., Y. Bergeron, P. Grondin, and C. Boudreault. 2003. Composition and dynamics of the understory vegetation in the boreal forests of Québec. Page 424 in F. Gilliam and M. Roberts, editors. *Composition and Dynamics of the Herbaceous Layer of Forests of Eastern North America*. Oxford University Press.
- De Grandpré, L., J. Morissette, and S. Gauthier. 2000. Long-Term Post-Fire Changes in the Northeastern Boreal Forest of Quebec. *Journal of Vegetation Science* 11: 791-800.
- Drapeau, P., A. Leduc, D. Kneeshaw, and S. Gauthier. 2008. Paramètres à considérer pour le suivi de l'approche écosystémique dans une perspective d'aménagement adaptatif en pessière à mousse. Pages 363-391 in S. Gauthier, M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau, and Y. Bergeron, editors. *Aménagement forestier écosystémique en forêt boréale*. Presse de l'Université du Québec, Québec. 568 pages.
- Dubé, S., and A. P. Plamondon. 1995. Relative importance of interception and transpiration changes causing watering-up after clearcutting on four wet sites. Page 113-120 in *Man's Influence on Freshwater Ecosystems and Water Use*. IAHS Boulder.
- Duchesne, L. C., and S. Wetzel. 1999. Effect of clear-cutting, prescribed burning and scarification on litter decomposition in an Eastern Ontario jack pine (*Pinus banksiana*) ecosystem. *International Journal of Wildland Fire* 9: 195-201.
- Faivre, N., N. Fenton, S. Gauthier, and Y. Bergeron. *submitted*. Prescribed burning of harvested boreal black spruce forests in eastern Canada: effect on understory vegetation.
- Farrar, J. L. 1996. *Les arbres du Canada*. Fides, Saint Laurent. 502 pages.
- Fenton, N., C. Béland, S. De Blois, and Y. Bergeron. 2007. *Sphagnum* establishment and expansion in black spruce (*Picea mariana*) boreal forests. *Canadian Journal of Botany* 85: 43-50.

- Fenton, N., N. Lecomte, S. Légaré, and Y. Bergeron. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management* 213: 151-159.
- Fenton, N., M. Simard, and Y. Bergeron. 2009. Emulating natural disturbances: the role of silviculture in creating even-aged and complex structures in the black spruce boreal forest of eastern North America. *Journal of Forest Research* 14: 258-267.
- Fenton, N., and Y. Bergeron. 2006. Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. *Journal of Vegetation Science* 17: 65-76.
- Fenton, N. 2006. Soil oxygen within boreal forests across an age gradient. *Canadian Journal of Soil Science* 86: 1-9.
- Foster, D. 1984. The dynamics of *Sphagnum* in forest and peatland communities in Southeastern Labrador, Canada. *Arctic* 37: 133-140.
- Greene, D. F., J. Noël, Y. Bergeron, M. Rousseau, and S. Gauthier. 2004. Recruitment of *Picea mariana*, *Pinus banksiana*, and *Populus tremuloides* across a burn severity gradient following wildfire in the southern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 1845-1857.
- Greene, D. F., J. C. Zasada, L. Sirois, D. Kneeshaw, H. Morin, I. Charron, and M. J. Simard. 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 824-839.
- Grondin, P. 1996. Écologie Forestière. Pages 133-278 in J. Bérard and M. Côté, editors. *Manuel de foresterie*. Les Presses de l'Université Laval, Québec.
- Groot, A., and M. J. Adams. 2005. Long-term effects of peatland black spruce regeneration treatments in northeastern Ontario. *Forestry Chronicle* 81: 42-29.
- Jayen, K., A. Leduc, and Y. Bergeron. 2006. Effect of fire severity on regeneration success in the boreal forest of northwest Québec, Canada. *Écoscience* 13: 143-151.
- Jeglum, J. K. (1974). "Relative influence of moisture-aeration and nutrients on vegetation and black spruce growth in Northern Ontario." *Canadian Journal of Forest Research* 4: 114-127.
- Johnstone, J. F., and F. S. Chapin. 2006. Effects of Soil Burn Severity on Post-Fire Tree Recruitment in Boreal Forest. *Ecosystems* 9: 14-31.

- Johnstone, J. F., F. S. Chapin III, J. Foote, S. Kemmett, K. Price, and L. Viereck. 2004. Decadal observations of tree regeneration following fire in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 267-273.
- Jutras, S., H. Hökkä, J. Bégin, and A. P. Plamondon. 2006. Beneficial influence of plant neighbours on tree growth in drained forested peatlands: A case study. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 2341-2350.
- Kasischke, E. S., and J. F. Johnstone. 2005. Variation in postfire organic layer thickness in a black spruce forest complex in interior Alaska and its effects on soil temperature and moisture. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 2164-2177.
- Klenk, N. 2001. Controls on nutrient availability in black spruce forests of northwestern Quebec. Master Thesis. McGill University, Montreal.
- Kranabetter, J. M., and A. M. Macada. 1998. Ten-year results from operational broadcast burning trials in Northwestern British Columbia. Ministry of Forests.
- Kuhry, P. 1994. The Role of Fire in the Development of Sphagnum-Dominated Peatlands in Western Boreal Canada. *Journal of Ecology* 82: 899-910.
- Kuuluvainen, T., K. Aapala, P. Ahlroth, M. Kuusinen, T. Lindholm, T. Sallantausta, J. Siitonen, and H. Tukia. 2002. Principles of Ecological Restoration of Boreal Forested Ecosystems: Finland as an example. *Silva Fennica* 36: 409-423.
- Lavoie, M., K. Harper, D. Paré, and Y. Bergeron. 2007a. Spatial pattern in the organic layer and tree growth: A case study from regenerating *Picea mariana* stands prone to paludification. *Journal of Vegetation Science* 18: 211-220.
- Lavoie, M., D. Paré, and Y. Bergeron. 2007b. Quality of growth substrates of post-disturbed lowland black spruce sites for black spruce (*Picea mariana*) seedling growth. *New Forests* 33: 207-216.
- Lavoie, M., D. Paré, N. Fenton, K. Taylor, A. Groot, and N. Foster. 2005. Paludification and forest management in the Northern Clay Section: a literature review. Technical Report 1, LAMF, Cochrane.
- Lavoie, M. M. 2005. Paludification and management of forested peatlands in Canada: A literature review. *Environmental reviews* 13: 21-50.
- LeBarron, R. K. 1939. The role of forest fires in the reproduction of black spruce. . *Minnesota Academy of Science Proceedings*. 7: 11-15.

- Lecomte, N., and Y. Bergeron. 2005. Successional pathways on different surficial deposits in the coniferous boreal forest of the Quebec Clay Belt. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 1984-1995.
- Lecomte, N., M. Simard, Y. Bergeron, A. Larouche, H. Asnong, and P. J. H. Richard. 2005. Effects of fire severity and initial tree composition on understorey vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data. *Journal of Vegetation Science* 16: 665-674.
- Lecomte, N., M. Simard, N. N. Fenton, and Y. Bergeron. 2006. Fire Severity and Long-term Ecosystem Biomass Dynamics in Coniferous Boreal Forests of Eastern Canada. *Ecosystems* 9: 1215-1230.
- Lefort, P., B. Harvey, J. Parton, and G. K. M. Smith. 2002. Synthesizing knowledge of the Clay Belt to promote sustainable forest management. *The Forestry chronicle* 78: 665-671.
- Lesieur, D., S. Gauthier, and Y. Bergeron. 2002. Fire frequency and vegetation dynamics for the south-central boreal forest of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1996-2010.
- Mallik, A. U. 2003. Conifer Regeneration Problems in Boreal and Temperate Forests with Ericaceous Understory: Role of Disturbance, Seedbed Limitation, and Keytone Species Change. *Critical Reviews in Plant Sciences* 22: 341-366.
- McRae, D. J., L. C. Duchesne, B. Freedman, T. J. Lynham, and S. Woodley. 2001. Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environmental reviews* 9: 223-261.
- Miyaniishi, K. 2001. Duff consumption. Pages 437-475 in E. A. Johnson, editor. *Forest fires; Behavior and Ecological Effects*. Academic Press, London.
- Miyaniishi, K., and E. A. Johnson. 2002. Process and patterns of duff consumption in the mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1285-1292.
- Munson, A. D., and V. R. Timmer. 1989. Site-specific growth and nutrition of planted *Picea mariana* in the Ontario Clay Belt. I. Early performance. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 162-170.
- Nguyen-Xuan, T., Y. Bergeron, D. Simard, J. W. Fyles, and D. Paré. 2000. The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of

- western and central quebec: A wildfire versus logging comparison. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1353-1364.
- O'Neill, K. P., D. D. Richter, and E. S. Kasischke. 2006. Succession-driven changes in soil respiration following fire in black spruce stands of interior Alaska. *Biogeochemistry* 80: 1-20.
- Paavilainen, E., and J. Päiväinen. 1995. *Peatland Forestry. Ecology and Principles*. Springer.
- Parviainen, J. 1996. Impact of fire on Finnish forest in the past and today. *Silva Fennica* 30: 353-359.
- Payette, S. 2001. Les principaux types de tourbières. Pages 39-89 in S. Payette and L. Rochefort, editors. *Écologie des tourbières du Québec Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Québec.
- Payette, S., and L. Rochefort. 2001. *Écologie des Tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Québec.
- Pietikainen, J., and H. Fritze. 1995. Clear-Cutting and Prescribed Burning in Coniferous Forest - Comparison of Effects On Soil Fungal and Total Microbial Biomass, Respiration Activity and Nitrification. *Soil Biology & Biochemistry* 27: 101-109.
- Prescott, C. E., D. G. Maynard, and R. Laiho. 2000. Humus in northern forests: Friend or foe? *Forest Ecology and Management* 133: 23-36.
- Prévost, M., and D. Dumais. 2003. Croissance et statut nutritif de marcottes, de semis naturels et de plants d'épinette noire à la suite du scarifiage: résultats de 10 ans. (French). *Canadian Journal of Forest Research* 33: 2097-2107.
- Prévost, M., A. P. Plamondon, and V. Roy. 2001. La production forestière. Pages 423-447 in S. Payette and L. Rochefort, editors. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Québec.
- Roy, V., P. Y. Bernier, A. P. Plamondon, and J. C. Ruel. 1999. Effect of drainage and microtopography in forested wetlands on the microenvironment and growth of planted black spruce seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 563-574.
- Ryan, K. K. 2002. Dynamic interactions between forest structure and fire behavior in boreal ecosystems. *Silva fennica* 36: 13-40.

- Schimmel, J., and A. Granstrom. 1996. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest. *Ecology* 77: 1436-1451.
- Service canadien des Forêts. 2009. L'état des forêts au Canada. Gouvernement du Canada, Ottawa.
- Simard, M., P. Y. Bernier, Y. Bergeron, D. Paré, and G. Lakhdar. 2009. Paludification dynamics in the boreal forest of the James Bay Lowlands: effect of time since fire and topography. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 546-552.
- Simard, M., N. Lecomte, Y. Bergeron, P. Y. Bernier, and D. Paré. 2008. Un aménagement écosystémique de la pessière à mousses du Nord de la ceinture d'argile québécoise: Gérer la forêt... mais surtout les sols. Pages 269-299 in S. Gauthier, M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau, and Y. Bergeron, editors. *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presse de l'Université du Québec, Québec. 568 pages.
- Simard, M., N. Lecomte, Y. Bergeron, D. Paré, and P. Y. Bernier. 2007. Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications* 17: 1619-1637.
- Uotila, A., J.-P. Hotanen, and J. Kouki. 2005. Succession of understory vegetation in managed and seminatural Scots pine forests in eastern Finland and Russian Karelia. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 1422-1441.
- Vaillancourt, M.-A., L. De Grandpré, S. Gauthier, A. Leduc, D. Kneeshaw, Y. Claveau, and Y. Bergeron. 2008. Comment les perturbations naturelles peuvent-elles constituer un guide pour l'aménagement forestier écosystémique? Page 41-60 in S. Gauthier, M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau, and Y. Bergeron, editors. *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presse de l'Université du Québec, Québec. 568 pages.
- Viereck, L. A., C. Dyrness, and M. Foote. 1993. An overview of the vegetation and soils of the floodplain ecosystems of the Tanana River, interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 889-898.
- Weber, M. G., and M. D. Flannigan. 1997. Canadian boreal forest ecosystem structure and function in a changing climate: impact on fire regimes. *Environmental reviews* 5: 145-166.
- Weber, M. G., and K. Van Cleve. 1981. Nitrogen dynamics in the forest floor of interior Alaska black spruce ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research* 11: 743-751.

- Zackrisson, O., M. C. Nilsson, and D. A. Wardle. 1996. Key ecological function of charcoal from wildfire in the boreal forest. *Oikos* 77: 10-19.
- Zoltai, S. C., L. A. Morrissey, G. P. Livingston, and W. J. de Groot. 1998. Effects of fires on carbon cycling in North American boreal peatlands. *Environmental reviews* 6: 13-24.

ANNEXE A : MODÉLISATION ET ANALYSE DE PISTES DE L'EFFETS DES TRAITEMENTS SYLVICOLES SUR LA CROISSANCE DES ÉPINETTES NOIRES.

Nous avons voulu mesurer précisément la croissance des épinettes noires en fonction du type de traitement appliqué, soit la coupe CLAAG (Careful Logging around Advanced Growth), la coupe totale (CC) et la coupe totale suivie de brûlage dirigé (CC-PB). Sur chaque placette (3 placettes par site, 8 sites par traitement, voir chapitre 1) nous avons prélevé trois tiges, une par classe de dominance (i.e. dominant, co-dominant et supprimé). À l'aide de sections transversales prélevées à partir de la base du tronc 0 cm, puis 30, 60, 100, 130, 200 cm et tous les 1 m au-delà et préparées en les ponçant au papier sablé en augmentant la finesse du grain (40-80-120-300), nous avons effectué une analyse dendrochronologique : nous avons daté les galettes à l'aide d'une loupe binoculaire (x40), ce qui nous a permis notamment de déterminer quelles étaient les tiges préétablies. À l'aide d'un numériseur calibré couplé au logiciel Windendro 2005 (Regent Instruments Inc.), nous avons mesuré la largeur des cernes de croissances (Guay, 1992). Ces mesures ont ensuite été analysées à l'aide du logiciel Winstem (Regent Instruments Inc.) qui effectue une interpolation entre chaque section transversale pour mesurer la croissance radiale et longitudinale à chaque année, afin de réaliser des analyses de tiges pour chaque tige étudiée. Au total 216 épinettes ont été récoltées et mesurées. La croissance a été modélisée pour 207 épinettes à cause de certaines anomalies dans les mesures dendrochronologiques de 9 tiges. Les courbes de croissances ont été modélisées avec une courbe de croissance logistique à trois paramètres en utilisant la fonction SSlogis du package nlme dans le logiciel R 2.6.2. La formule utilisée est :

$$h = \text{asym} / (1 + \exp(x_{\text{mid}} - x) / \text{scal})$$

Où h est la hauteur de la tige au temps x , asym est l'asymptote haute de la courbe logistique, x_{mid} est le point d'inflexion de la courbe logistique et scal le paramètre d'échelle équivalent à l'inverse de la pente soit le taux d'aplatissement de la courbe logistique. Le paramètre d'échelle représente la distance en abscisse entre le point d'inflexion et l'abscisse de 0.73 fois l'asymptote haute. En d'autre terme, plus le paramètre d'échelle est grand, plus la courbe est plane et plus la croissance est lente.

Pour modéliser la croissance nous avons utilisé les mesures de cernes en partant de l'année de coupe, certaines tiges faisaient parties de la régénération préétablies: dans les coupes CLAAG 35,21 % des tiges étaient issues de la régénération sous couvert, pour les coupes CC nous en avions 30,98 % et pour les sites brûlés seulement 1,4% des tiges étaient pré-établies. La valeur de

h pour les tiges préétablies avait été corrigée. Les paramètres de croissances sont présentés dans le tableau A.1.

Nous avons ensuite comparé les courbes de croissances par classe de dominance en fonction du traitement à l'aide de modèles mixtes nous permettant de prendre en compte l'auto-corrélation due à la structure hiérarchique du dispositif expérimental (i.e. tige dans placette dans site, Pinheiro, 2000).

Les courbes de croissances modélisées sont présentées dans la figure A.1 et les résultats des modèles mixtes sont présentés dans le tableau A.2. Pour les tiges dominantes, les résultats montrent qu'il n'y a pas de différences d'asymptote (asym). Toutefois les tiges dominantes sur les sites de CC-PB semblent pousser plus vite (xmid et scal inférieur) que les tiges de CLAAG, tandis que sur les sites de coupe totale elles semblent pousser moins vite (xmid et scal supérieur). Pour les tiges co-dominantes, le paramètre asym est inférieur pour les tiges sur les sites de CC-PB, le paramètre xmid ne diffère pas entre les traitements et le paramètre scal est plus élevé pour les tiges sur les sites de coupe CC. Pour les tiges supprimées, le paramètre asym est plus élevé pour les tiges sur les coupes CLAAG, le paramètre xmid est plus élevé pour les tiges sur les sites de coupe CC et le paramètre scal ne diffère pas entre les traitements.

En conclusion les courbes de croissances montrent que sur les sites de brûlage dirigé, en particulier pour les tiges dominantes, la croissance est plus rapide. Le peu de différences observées pour l'asymptote de la courbe de croissance s'explique par le fait que, étant donné le jeune âge des tiges, il est fort possible que nous n'ayons pas obtenu le plateau de croissance; au mieux, nous arrivons à saisir le ralentissement.

Nous avons ensuite utilisé l'analyse de piste, une méthode d'analyse basée sur les graphiques acycliques dirigés, afin de déterminer quels facteurs influençaient la croissance des épinettes noires et dans quelle proportion (Shipley, 2000). À l'aide d'un modèle conceptuel développé a priori, nous avons développé un modèle causal (figure A.2) décrivant les chemins de causalité entre les facteurs qui ont été choisis selon des critères scientifiques, notamment d'après les résultats du chapitre 1; ces facteurs et l'échelle à laquelle ils ont été évalués sont :

Le traitement (CLAAG ; CC= coupe totale; CC-PB= coupe totale suivie de brûlage dirigé);
échelle du site

Le temps depuis perturbation (TDP); échelle du site

Le recouvrement en sphaigne (*Sphagnum*); échelle de la placette

L'acidité du sol (pH); échelle de la tige

La profondeur de sol fibrique (Fibrique); échelle de la tige

Le paramètre d'échelle de la courbe de croissance logistique (Croiss.); échelle de la tige

Afin de faciliter la compréhension nous avons transformé la variable scale (facteur d'aplatissement de la courbe de croissance logistique) par son opposée, nommée croissance (croissance = - scale).

Les variables ont d'abord été standardisées (variables centrées réduites en soustrayant les valeurs par la moyenne et en divisant par l'écart type de l'échantillon) pour nous permettre de comparer leur effet relatif sans avoir à tenir compte de leur unité.

Un énoncé de base des indépendances du modèle a été testé selon la méthode de séparation-d (Shipley, 2000) afin de vérifier la prémisse d'indépendance statistique du modèle. Pour cela nous avons utilisé les tests d'indépendances correspondants aux relations en jeu dans l'énoncé de base. Si les énoncés de bases sont tous vérifiés ($P > 0.05$), le modèle de causalité est alors testé selon le test C de Fischer (Shipley 2000) qui permet de vérifier si le modèle est soutenu par la structure de corrélation de la matrice de données. Quand le modèle est accepté, nous pouvons décomposer les coefficients de pistes à l'aide des comparaisons de moyennes et des régressions linéaires ou logistique selon les chemins de causalité considérés. Dans le cadre des analyses de pistes, nous avons considéré la structure hiérarchique du dispositif expérimental en utilisant les modèles mixtes (Shipley 2009). Nous avons calculé les effets directs (taux de régression des modèles mixtes) et les effets indirects (addition des effets le long des chemins de causalité du graphique dirigé à l'aide de l'algèbre de variance covariance).

Le modèle de causalité est présenté dans la figure A.2. Le type de traitement va influencer le recouvrement en sphaigne (*Sphagnum* spp.), le pH et l'épaisseur de sol fibrique. Le recouvrement en sphaigne influence le pH et l'épaisseur de sol fibrique. Le pH aussi affecte l'épaisseur de sol fibrique. Le recouvrement en sphaigne, le pH et l'épaisseur de sol fibrique déterminent le taux de croissance des tiges (Croiss.) Le temps depuis la perturbation affecte le recouvrement en sphaigne, le pH, l'épaisseur de sol fibrique et la croissance. Les effets directs des variables ou coefficients de directions ont été inscrits dans la figure A.2. Seul l'effet indirect du traitement a

aussi été illustré. Les autres effets indirects ainsi que les effets totaux sont présentés dans le tableau A.3.

L'étude de causalité montre que c'est le temps qui a le plus d'effet sur la croissance des tiges (effet total = -0.89, tableau A.3). Le recouvrement en sphaigne et l'épaisseur de sol fibrique affectent négativement la croissance (respectivement -0.04 et -0.05), tandis que le pH affecte positivement la croissance (0.02). Ainsi le traitement CC-PB qui crée des conditions avec moins de sphagnes (-0.74) et une moins grande épaisseur de sol fibrique (-0.46) ainsi qu'un sol moins acide (0.44) va favoriser la croissance des épinettes noires comparativement à la CLAAG et au CC. Ceci se traduit par les résultats des effets indirects des traitements sur la croissance : CC-PB favorise la croissance des épinettes (0.06) comparativement aux CLAAG (-0.06). CC affecte peu la croissance (-0.01) comparativement à la CLAAG et au brûlage.

L'analyse de piste nous permet donc de décrire les effets des variables sélectionnées sur le taux de croissance calculé grâce aux analyses de tiges. Toutefois, le modèle présenté n'est qu'un modèle parmi d'autres modèles équivalents (Shipley, 2000), de plus on pourrait toujours ajouter d'autres variables telles le recouvrement en éricacées, les conditions chimiques du sol et la compétition intra-spécifique. Nous avons testé plusieurs modèles incluant le recouvrement en éricacées (non montrés), et l'addition de cette variable dans le modèle réduisait considérablement la valeur du modèle, probablement à cause d'un effet sur la variable éricacée que nous avons omis d'inclure dans le modèle.

Cette étude nous permet non seulement de quantifier l'effet de différents traitements sylvicoles sur la croissance de l'épinette noire dans les sites paludifiés de la ceinture d'argile, mais aussi de déterminer quels sont les facteurs influençant le plus cette croissance. Notre modèle montre que le recouvrement en sphaigne et l'épaisseur de sol fibrique affectent négativement la croissance des épinettes. Le brûlage dirigé par ses effets sur ces deux variables améliore les conditions de croissance des épinettes noires par rapport à la coupe totale et à la coupe CLAAG.

Littérature citée:

- Guay, R., R. Gagnon, and H. Morin. 1992. A new automatic and interactive tree-ring measurement system based on a line scan camera. *The Forestry chronicle* 68(1): 138-141.
- Pinheiro, J. C., and D. M. Bates. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer Science+Business Media, New York.

- Shipley, B. 2000. Cause and Correlation in Biology: A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference. Cambridge University Press: Cambridge UK.
- Shipley, B. 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* 90: 363-368.

Tableau A.1 Caractéristiques des sites, des placettes des profils de sols et des tiges.

traitement	site	placette	TDP	sphagnum	Tige	classe	dhp	hauteur	age	h_c	fibrique	pH	Asym	Xmid	Scale
CLAAG	O01	1	30	52.78	O011G	Dominant	75	529	52	0.57	50	3.28	5.6491421	20.3799484	5.9598119
					O011M	Co-dominant	46	429	25	-	40	3.43	6.0542264	23.5830669	6.127094
					O011P	Supprimé	28	292	25	-	70	3.3	4.7954828	26.3496673	7.2035193
		2	30	47.05	O012G	Dominant	85	662	26	-	60	4.92	8.0682503	21.2392262	5.6242195
					O012M	Co-dominant	44	416	23	-	65	4.4	5.1149054	21.2109683	5.3019476
					O012P	Supprimé	31	258	24	-	60	3.32	2.8049006	18.8154913	5.035548
		3	30	78.25	O013G	Dominant	76	599	25	-	40	3.05	6.1101599	19.2614259	3.7542991
					O013M	Co-dominant	50	408	28	-	45	3.43	5.8167513	23.7520552	5.7835907
					O013P	Supprimé	24	254	24	-	40	3.33	2.41561	17.0501775	4.7155705
	O02	1	31	46.50	O021G	Dominant	85	631	64	0.54	80	3.97	6.6318084	18.6064773	6.9330442
					O021M	Co-dominant	61	418	30	-	75	3.98	6.3040055	24.6769118	7.1738471
					O021P	Supprimé	22	308	25	-	70	4.04	3.4920016	19.9916292	5.5760776
		2	31	65.28	O022G	Dominant	77	647	31	-	55	3.39	7.8195896	20.8146969	6.4330116
					O022M	Co-dominant	41	372	25	-	60	3.78	4.0047562	18.7949092	5.4913067
					O022P	Supprimé	22	235	23	-	65	4.47	3.032582	22.8013744	5.3985839
		3	31	73.05	O023G	Dominant	89	824	35	0.6	50	4.2	8.3409603	14.871395	6.8083463
					O023M	Co-dominant	60	573	31	-	50	3.91	6.6389031	17.793804	7.8328045
					O023P	Supprimé	37	334	33	0.3	70	3.57	4.6945506	24.4555402	9.6215917
	O03	1	22	25.00	O031G	Dominant	86	722	47	1.3	45	3.88	6.6175345	12.6421044	4.189049
					O031M	Co-dominant	52	482	33	0.6	35	3.41	4.1055475	11.1579283	2.9131918
					O031P	Supprimé	22	257	25	0.15	40	3.24	2.6298291	12.9095213	4.5263242
		2	22	70.53	O032G	Dominant	83	629	45	1	40	3.16	5.2637875	10.1741727	3.8300584
					O032M	Co-dominant	42	376	27	0.6	40	3.47	3.4653178	12.86997	4.6682345
					O032P	Supprimé	20	226	22	-	35	5.27	2.5581868	13.5734889	4.5232926
		3	22	61.28	O033G	Dominant	75	537	24	0.2	55	3.86	5.4900507	11.1564331	3.7651255
					O033M	Co-dominant	40	361	22	-	70	4.1	3.7447048	11.6771986	3.96125
					O033P	Supprimé	27	248	23	0.04	45	4.88	2.592826	13.5149868	4.0389372
	O05	1	32	77.78	O051G	Dominant	75	602	51	0.48	30	4.4	5.8498876	17.2839993	5.3340338
					O051M	Co-dominant	52	424	27	-	30	4.5	5.2126574	23.1578217	5.7418891
					O051P	Supprimé	16	199	28	-	80	4.94	2.211111	21.5521147	4.8970287
		2	32	50.53	O052G	Dominant	78	633	39	0.23	60	4.36	6.106934	15.7140882	5.7193489
					O052M	Co-dominant	40	398	28	-	30	3.69	4.2806025	18.7990863	5.9861391
					O052P	Supprimé	18	234	29	-	35	4.24	2.695483	19.8933115	6.9274881
		3	32	71.28	O053G	Dominant	85	634	32	-	30	3.56	6.8131813	17.3135286	5.7249855
					O053M	Co-dominant	41	403	30	-	60	4.98	5.8994626	25.5645909	7.4451257
					O053P	Supprimé	13	177	26	-	65	4.99	2.3184546	24.2100986	6.9547342

TDP = temps depuis la perturbation (année); sphagnum = recouvrement en sphaigne (%); dhp = diamètre à hauteur de poitrine (mm); hauteur (cm); age = age de la tige; h_c = hauteur de la tige lors de la coupe; fibrique = épaisseur de couche organique fibrique; pH= buffer pH CaCl2; Asym = asymptote haute (m); Xmid = point d'inflexion (année); Scale = paramètre d'échelle (année).

Tableau A.1(suite)

traitement	site	placette	TDP	sphagnum	tige	classe	dhp	hauteur	age	h_c	fibrique	pH	Asym	Xmid	Scale
CLAAG	O40	1	22	80.30	O401G	Dominant	43	336	20	-	70	4.52	3.4406108	10.7926863	3.1863265
					O401M	Co-dominant	32	259	19	-	80	4.44	2.6662848	12.1323953	3.4866779
					O401P	Supprimé	10	186	17	-	50	4.35	2.0087758	14.0484954	4.2046252
		3	22	58.03	O403G	Dominant	63	470	22	-	50	5.48	4.9050196	11.8264119	3.80499
					O403M	Co-dominant	30	285	31	0.19	60	5.19	2.7656719	13.6046641	3.639324
					O403P	Supprimé	NA	175	21	-	80	3	2.1338024	14.7528943	5.5336251
	O52	1	13	72.58	O521G	Dominant	83	467	14	0.15	130	4.26	4.4315155	5.7935433	2.1825885
					O521M	Co-dominant	45	327	14	0.1	90	3.33	3.2599448	6.3175321	2.364505
					O521P	Supprimé	20	195	12	-	70	3.89	1.9076791	5.4965097	2.4028251
		2	13	69.53	O522G	Dominant	58	358	14	0.15	60	3.94	3.322123	5.6773435	2.2884512
					O522M	Co-dominant	33	245	14	0.08	50	4.43	2.4940989	7.1146876	2.3622242
					O522P	Supprimé	10	162	11	-	50	3.91	1.4780745	5.9347627	1.7122121
		3	13	57.00	O523G	Dominant	51	394	14	0.15	130	4.47	3.8957775	6.3493796	2.609542
					O523M	Co-dominant	33	260	13	-	130	3.94	2.5668747	4.7421702	2.2338312
					O523P	Supprimé	7	144	11	-	90	3.64	1.4614882	5.593001	1.8064908
	O53	1	19	65.55	O531G	Dominant	65	566	28	0.27	40	5.16	5.4248709	10.989051	2.6076603
					O531M	Co-dominant	31	352	17	-	50	5.23	4.3760215	13.3746011	3.913411
					O531P	Supprimé	17	218	18	-	60	5.57	2.7810044	13.1699641	3.8587092
		2	19	82.53	O532G	Dominant	62	536	20	0.06	40	4.85	5.7538459	10.8153411	3.3794715
					O532M	Co-dominant	40	351	19	-	60	4.48	3.772133	10.7727579	3.2284083
					O532P	Supprimé	23	244	16	-	60	4.4	2.3622489	9.5510624	2.9763434
		3	19	49.28	O533G	Dominant	72	564	19	-	40	4.79	5.6310204	9.858809	3.030375
					O533M	Co-dominant	41	353	19	-	60	3.5	3.9117078	11.5803541	3.4090968
					O533P	Supprimé	25	273	14	-	70	4.63	2.9359353	10.9373759	3.6728978
	O55	1	20	36.55	O551G	Dominant	54	418	17	-	30	4.29	5.4316638	14.0978363	4.2680964
					O551M	Co-dominant	38	314	18	-	20	4.07	3.3418403	11.0221079	3.4836775
					O551P	Supprimé	14	187	18	-	30	4.04	1.727884	8.6479825	3.464202
		2	20	29.08	O552G	Dominant	68	514	50	1.3	80	3.88	5.1696779	14.2953314	4.5720126
					O552M	Co-dominant	34	298	27	0.19	70	3.67	2.8558974	11.7299075	3.4406218
					O552P	Supprimé	6	144	20	-	70	3.6	1.5672569	10.3363754	3.8841246
		3	20	57.53	O553G	Dominant	65	473	25	0.17	40	3.85	4.6717184	11.5650612	3.0894988
					O553M	Co-dominant	41	351	28	0.18	30	3.66	3.3546456	11.5158218	2.8678839
					O553P	Supprimé	20	188	16	-	50	3.56	1.7800702	10.5115602	2.4568236

TDP = temps depuis la perturbation (année); sphagnum = recouvrement en sphaigne (%); dhp = diamètre à hauteur de poitrine (mm); hauteur (cm); age = age de la tige; h_c = hauteur de la tige lors de la coupe; fibrique = épaisseur de couche organique fibrique; pH= buffer pH CaCl2; Asym = asymptote haute (m); Xmid = point d'inflexion (année); Scale = paramètre d'échelle (année).

Tableau A.1(suite)

traitement	site	parcelle	TDP	sphagnum	tige	classe	dhp	hauteur	age	h_c	fibrique	pH	Asym	Xmid	Scale
CC	O15	1	42	73.75	O151G	Dominant	70	580	39	-	45	3.68	7.9994895	32.2311819	10.2212399
					O151M	Co-dominant	44	417	40	-	25	3.58	4.6139947	21.3345898	10.3748579
					O151P	Supprimé	18	225	38	-	30	3.75	2.4363608	24.3486547	8.7251993
		2	42	66.25	O152G	Dominant	81	712	61	0.68	30	4.02	6.3840459	16.8909027	7.3090344
					O152M	Co-dominant	52	535	43	0.15	30	4.79	6.6781349	25.7096583	13.3980179
					O152P	Supprimé	5	153	38	-	40	4.53	1.7633331	27.1659271	9.8690785
		3	43	55.30	O153G	Dominant	75	708	59	0.55	40	3.4	7.4564812	23.3711118	9.927286
					O153M	Co-dominant	52	456	45	0.2	50	3.33	4.4469033	15.5895785	9.4915179
					O153P	Supprimé	30	181	41	-	50	3.06	3.6524583	31.5149132	11.4607669
	O16	1	42	54.28	O161G	Dominant	95	687	37	-	15	3.48	8.1891407	27.915829	8.6000558
					O161M	Co-dominant	56	556	35	-	30	3.83	6.1557057	25.9444764	7.2191077
					O161P	Supprimé	10	174	33	-	25	3.44	2.104483	29.8529631	9.0506221
		2	42	79.03	O162G	Dominant	80	669	55	1.1	20	3.44	5.4778073	16.3116187	7.1458872
					O162M	Co-dominant	48	435	44	0.1	30	3.33	4.6412081	22.9307787	8.6130162
					O162P	Supprimé	12	200	46	0.3	35	3.17	1.9188269	21.5997922	10.0896289
		3	42	52.83	O163G	Dominant	70	643	61	0.68	20	3.48	5.7741754	18.8770782	6.8450693
					O163M	Co-dominant	45	419	40	-	20	3.1	4.4126908	24.1587432	6.8252386
					O163P	Supprimé	15	182	38	-	35	3.68	1.8304088	20.9304537	8.3686881
	O19	1	28	46.25	O191G	Dominant	70	551	23	-	20	2.72	6.2201166	19.3641036	4.256744
					O191M	Co-dominant	NA	210	23	-	20	2.99	2.5819348	20.8162602	5.4218847
					O191P	Supprimé	NA	155	23	-	15	4.26	1.7665039	17.0433134	5.1536981
		2	28	37.50	O192G	Dominant	63	525	24	-	5	4.68	12.392689	31.8376308	7.8518314
					O192M	Co-dominant	29	329	22	-	15	4.56	3.914104	19.567839	4.7414963
					O192P	Supprimé	NA	129	22	-	15	3.56	1.3580676	17.438507	4.2199311
		3	28	17.50	O193G	Dominant	67	510	49	0.6	15	2.9	4.6573616	15.4827677	4.0695093
					O193M	Co-dominant	33	270	29	0.06	30	NA	3.0093519	16.5568529	5.9791733
					O193P	Supprimé	NA	160	21	-	25	3.02	1.7749673	17.5024173	5.6814453
	O22	1	27	90.30	O221G	Dominant	74	584	73	0.97	70	4.46	4.7640683	13.8634863	4.0687947
					O221M	Co-dominant	45	350	25	-	30	4.14	4.0030832	17.9913956	4.7144841
					O221P	Supprimé	15	194	33	0.18	45	3.73	2.2492851	19.7113479	7.1173927
		2	27	67.75	O222G	Dominant	75	586	32	0.19	30	4.97	6.9114078	18.4525215	5.4070544
					O222M	Co-dominant	46	351	32	0.21	30	3.07	3.911668	16.8094413	5.6895863
					O222P	Supprimé	27	258	30	0.13	25	4.58	3.2410047	20.3159992	6.3634245
		3	27	73.28	O223G	Dominant	82	626	45	1.51	25	5.58	5.0652358	15.212137	4.5563767
					O223M	Co-dominant	53	452	49	0.8	40	5.08	3.6966639	12.0777411	4.2303486
					O223P	Supprimé	16	221	23	-	45	5.7	2.5134848	17.3485206	4.9905239

TDP = temps depuis la perturbation (année); sphagnum = recouvrement en sphaigne (%); dhp = diamètre à hauteur de poitrine (mm); hauteur (cm); age = age de la tige; h_c = hauteur de la tige lors de la coupe; fibrique = épaisseur de couche organique fibrique; pH= buffer pH CaCl²; Asym = asymptote haute (m); Xmid = point d'inflexion (année); Scale = paramètre d'échelle (année).

Tableau A.1(suite)

traitement	site	placette	TDP	sphagnum	tige	classe	dhp	hauteur	age	h_c	fibrique	pH	Asym	Xmid	Scale
CC	O23	1	20	18.75	O231G	Dominant	21	215	8	-	20	3.34	2.601582	15.8491022	2.0968588
					O231M	Co-dominant	NA	171	13	-	5	3.72	1.817283	14.4173562	2.2019906
					O231P	Supprimé	NA	96	6	-	15	3.78	0.9460109	16.1935903	1.435172
		2	20	33.75	O232G	Dominant	41	376	NA	-	8	3.32	NA	NA	NA
					O232M	Co-dominant	30	255	9	-	10	3.34	2.6355325	15.0148458	1.8491492
					O232P	Supprimé	NA	122	8	-	5	3.92	1.3970424	16.4288004	1.844326
		3	20	20.00	O233G	Dominant	42	293	41	0.56	5	3.14	3.0484665	15.7003048	3.4114338
					O233M	Co-dominant	27	229	16	-	10	3.42	2.6361297	15.1096154	2.5443074
					O233P	Supprimé	NA	129	8	-	5	3.94	1.7343732	15.8840393	2.6464489
	O25	1	20	38.75	O251G	Dominant	59	460	19	-	10	4.98	5.8138639	13.1208113	4.6881471
					O251M	Co-dominant	33	255	16	-	13	3.64	3.2316631	14.7589036	3.604275
					O251P	Supprimé	NA	160	17	-	10	3.12	2.1028096	14.9087011	4.3312696
		2	20	28.78	O252G	Dominant	64	517	19	-	10	3.36	6.7448508	14.2936959	4.0832516
					O252M	Co-dominant	32	257	NA	-	7	3.49	NA	NA	NA
					O252P	Supprimé	NA	192	18	-	15	4.01	1.9650922	12.4311185	3.3154543
		3	20	51.25	O253G	Dominant	52	390	18	-	15	3.48	4.0608819	11.7931981	3.2298184
					O253M	Co-dominant	31	303	19	-	5	3.34	3.5282249	11.8977675	3.4151256
					O253P	Supprimé	NA	110	17	-	20	3.2	1.293193	12.0545246	3.8200189
	O50	1	22	45.03	O501G	Dominant	68	510	58	0.53	50	4.4	4.5084068	10.7218187	3.0750999
					O501M	Co-dominant	30	331	24	0.12	50	3.09	3.3770251	11.7199465	4.3464879
					O501P	Supprimé	21	234	16	-	60	4.11	2.4957741	13.5944585	3.2707678
		2	22	55.25	O502G	Dominant	63	529	30	0.3	60	3.01	5.2162316	12.8105216	3.5248299
					O502M	Co-dominant	38	344	22	-	60	4.09	4.2250897	15.4231638	4.3812581
					O502P	Supprimé	10	184	15	-	60	5.27	2.1510499	15.2955194	4.1184429
		3	22	72.50	O503G	Dominant	57	416	20	-	40	5.69	4.6696248	13.8488063	3.6722624
					O503M	Co-dominant	35	324	20	-	40	5.6	3.4314891	13.4277194	3.5941291
					O503P	Supprimé	19	228	19	-	35	2.94	2.5568805	13.6094656	4.2159167
	O54	1	20	26.83	O541G	Dominant	63	526	19	-	50	3.38	6.1158439	11.7716228	3.9245271
					O541M	Co-dominant	35	338	20	-	40	2.79	4.1603992	13.1900766	4.3545164
					O541P	Supprimé	13	193	17	-	60	2.7	2.3596564	13.8865071	4.2853368
		2	20	43.85	O542G	Dominant	62	488	20	-	40	3.85	5.4580546	11.7978578	4.2959051
					O542M	Co-dominant	36	327	18	-	60	2.88	3.7288303	12.2906541	3.7174536
					O542P	Supprimé	23	224	19	-	70	4.43	2.2104118	8.1606668	3.5058115
		3	20	52.28	O543G	Dominant	55	441	21	0.08	40	5.95	5.1370384	12.9344019	3.8228442
					O543M	Co-dominant	31	287	19	-	50	5.79	2.7648896	10.0569115	3.3530501
					O543P	Supprimé	12	195	18	-	60	5.88	1.9300903	11.5007762	2.9028399

TDP = temps depuis la perturbation (année); sphagnum = recouvrement en sphaigne (%); dhp = diamètre à hauteur de poitrine (mm); hauteur (cm); age = age de la tige; h_c = hauteur de la tige lors de la coupe; fibrique = épaisseur de couche organique fibrique; pH = buffer pH CaCl2; Asym = asymptote haute (m); Xmid = point d'inflexion (année); Scale = paramètre d'échelle (année).

Tableau A.1(suite)

traitement	site	placette	TDP	sphagnum	tige	classe	dhp	hauteur	age	h_c	fibrique	pH	Asym	Xmid	Scale
CC-PB	O10	1	15	5.05	O101G	Dominant	48	285	15	-	20	4.48	3.0942088	6.3169663	2.6354497
					O101M	Co-dominant	NA	178	13	-	20	3.65	1.7250161	7.1842163	2.4192836
					O101P	Supprimé	NA	89	15	-	15	4.48	1.1108819	7.2838753	5.6620979
					O102M	Co-dominant	20	266	15	-	10	5.5	3.5865703	8.3507389	2.593585
		2	15	0.00	O102P	Supprimé	NA	90	11	-	10	4.85	NA	NA	NA
					O102G	Dominant	43	325	13	-	5	5.25	0.9494306	7.6837999	3.209033
					O103M	Co-dominant	NA	176	15	-	15	5.02	3.4353852	6.3980429	2.3001671
					O103P	Supprimé	NA	114	11	-	10	5	1.971151	10.064998	2.7808411
		3	15	5.00	O103G	Dominant	74	356	11	-	10	5	1.1359106	8.8857728	2.1669287
					O311G	Dominant	65	505	23	-	10	5.86	8.6526444	22.8434086	5.4351884
					O311M	Co-dominant	34	332	20	-	20	4.28	7.6512927	26.4095904	5.9625928
					O311P	Supprimé	NA	116	16	-	15	3.23	1.3162789	19.4703443	3.6652393
	O31	2	26	26.25	O312G	Dominant	61	505	24	-	40	3.23	5.4544461	15.1158876	4.0543888
					O312M	Co-dominant	22	305	21	-	20	3.88	3.2310541	16.6777932	4.1083572
					O312P	Supprimé	NA	132	17	-	20	4.88	1.6795153	20.805328	4.8253534
					O313M	Co-dominant	33	267	26	-	40	3.24	6.0887226	17.4812484	4.3335771
		3	26	5.00	O313G	Dominant	63	530	23	-	15	4.7	3.702349	20.2980151	5.4269127
					O313P	Supprimé	NA	158	19	-	10	3.28	NA	NA	NA
		1	17	0.00	O321M	Co-dominant	41	307	17	-	0.1	4.58	4.6281084	8.9951365	2.9851565
					O321P	Supprimé	NA	203	16	-	0.1	3.8	4.4994019	12.9584493	3.7789631
					O321G	Dominant	65	435	14	-	0.1	3.86	2.4767961	12.0802249	4.2710681
					O322G	Dominant	59	410	17	-	0.1	4.42	5.5848132	11.5589953	4.0535089
	O32	2	17	0.05	O322M	Co-dominant	22	214	14	-	0.1	4.56	4.5723354	16.6993583	4.641071
					O322P	Supprimé	NA	128	16	-	0.1	5.34	1.2498859	7.7296202	3.4976095
					O323G	Dominant	69	503	17	-	0.1	4.78	5.5167483	9.4040137	2.6744873
		3	17	0.00	O323M	Co-dominant	34	272	13	-	0.1	NA	3.4152807	12.8086911	3.4716303
					O323P	Supprimé	11	157	11	-	0.1	4.98	1.7091889	11.2421358	2.5013669
		1	14	0.00	O331G	Dominant	43	295	14	-	0.1	4.36	3.0349543	7.4533829	2.5977508
					O331M	Co-dominant	20	206	14	-	6	4.72	2.4218009	7.7015187	2.9633788
					O331P	Supprimé	4	137	14	-	6	5.21	1.5630325	7.8592146	2.9245742
					O332M	Co-dominant	19	255	13	-	10	5.25	5.4660072	9.4346255	2.9707409
	O33	2	14	26.25	O332P	Supprimé	NA	90	14	-	25	5.27	2.9962973	8.9152155	3.2192
					O332G	Dominant	51	411	11	-	5	5.33	0.8931756	7.9593302	1.9708979
					O333M	Co-dominant	29	272	14	-	5	4.92	4.5869655	8.4818213	2.9316479
		3	14	15.75	O333P	Supprimé	9	169	14	-	10	5.04	2.996598	8.4567492	2.5270518
					O333G	Dominant	57	400	14	-	15	4.86	2.2204407	9.6051229	3.9117438

TDP = temps depuis la perturbation (année); sphagnum = recouvrement en sphaigne (%); dhp = diamètre à hauteur de poitrine (mm); hauteur (cm); age = age de la tige; h_c = hauteur de la tige lors de la coupe; fibrique = épaisseur de couche organique fibrique; pH = buffer pH CaCl2; Asym = asymptote haute (m); Xmid = point d'inflexion (année); Scale = paramètre d'échelle (année).

Tableau A.1(suite)

traitement	site	placette	TDP	sphagnum	tige	classe	dhp	hauteur	age	h_c	fibrique	pH	Asym	Xmid	Scale
CC-PB	O35	1	23	13.75	O351G	Dominant	81	593	22	-	30	6.21	5.8856102	11.5913112	3.664275
					O351M	Co-dominant	46	354	20	-	45	5.53	3.2869424	11.9170934	3.4509641
					O351P	Supprimé	12	170	17	-	45	6.02	1.7314604	13.9995793	3.3326454
					O352G	Dominant	90	655	22	-	45	5.77	7.0043488	13.3999054	3.9586121
		2	23	45.00	O352M	Co-dominant	51	428	22	-	40	5.78	5.0380764	14.084936	4.8397186
					O352P	Supprimé	8	193	15	-	55	4.58	2.1694148	16.5759798	3.569762
					O353G	Dominant	89	657	20	-	50	5.78	7.2171168	13.6371951	4.2452818
					O353M	Co-dominant	30	336	30	0.19	65	4.68	3.9805399	16.2313296	4.8420884
					O353P	Supprimé	13	240	22	-	30	5.58	2.6715969	12.865004	4.8640929
		1	26	80.53	O361G	Dominant	90	695	25	-	50	4.58	7.2495374	14.3926129	4.3583467
					O361M	Co-dominant	49	488	24	-	45	4.95	5.2684119	16.5983683	4.4440517
					O361P	Supprimé	18	213	19	-	50	4.66	2.6493609	18.7565686	5.0422099
					O362G	Dominant	76	576	23	-	50	3.89	6.1027811	15.8705149	4.202701
	O36	2	26	81.50	O362M	Co-dominant	40	364	24	-	40	3.55	3.8532028	14.2448959	4.4850302
					O362P	Supprimé	18	226	19	-	85	4.27	2.5047924	16.5816215	4.1828002
					O363G	Dominant	90	660	25	-	30	4.23	7.183264	15.2553843	4.7899361
					O363M	Co-dominant	40	480	21	-	40	4.13	5.0084572	16.5126559	3.7201681
	O37	1	15	38.03	O363P	Supprimé	15	229	20	-	40	3.54	3.5731423	22.8023469	6.1490376
					O371G	Dominant	36	313	14	-	50	5.62	3.8298166	9.4386763	3.2055916
					O371M	Co-dominant	20	214	14	-	30	5.85	2.6729335	9.3932772	3.446207
					O371P	Supprimé	4	143	13	-	60	5.59	1.6011193	6.8804997	3.4311831
		2	15	50.50	O372G	Dominant	40	288	13	-	80	3.28	2.8923647	7.2119645	2.6069975
					O372M	Co-dominant	13	180	13	-	40	5.77	1.8694102	7.960064	2.5746513
					O372P	Supprimé	6	154	NA	-	40	5.52	NA	NA	NA
					O373G	Dominant	53	343	14	-	20	5.68	3.4873454	7.3706716	2.5861214
		3	15	11.55	O373M	Co-dominant	30	259	13	-	40	3.47	2.5225357	7.8427881	1.8251427
					O373P	Supprimé	4	141	15	-	40	2.9	1.4363537	5.690341	3.6568538
		1	17	3.80	O381G	Dominant	66	468	17	-	40	3.27	5.5104855	11.0805914	3.370429
					O381M	Co-dominant	25	224	14	-	30	3.36	2.4158707	10.397901	2.9540078
					O381P	Supprimé	NA	109	12	-	30	3.03	1.1266834	9.83067	2.634533
					O382G	Dominant	78	423	16	-	35	3.67	4.6396615	9.9880657	3.0214135
	O38	2	17	8.85	O382M	Co-dominant	30	262	14	-	35	3.73	3.1562834	11.5603835	3.8692922
					O382P	Supprimé	NA	123	13	-	30	3.14	1.2635371	9.3609073	2.7315024
					O383G	Dominant	72	475	16	-	20	4.77	5.2036276	9.6637064	3.177589
					O383P	Supprimé	NA	121	17	-	40	2.84	3.1888413	12.1552848	4.1506825
	O38	3	17	7.58	O383M	Co-dominant	26	240	16	-	30	2.99	1.2684244	7.4232725	3.5992185

TDP = temps depuis la perturbation (année); sphagnum = recouvrement en sphaigne (%); dhp = diamètre à hauteur de poitrine (mm); hauteur (cm); age = age de la tige; h_c = hauteur de la tige lors de la coupe; fibrique = épaisseur de couche organique fibrique; pH = buffer pH CaCl₂; Asym = asymptote haute (m); Xmid = point d'inflexion (année); Scale = paramètre d'échelle (année).

Figure A.1 Modélisation des courbes de croissances des tiges étudiées par type de traitement. a) tiges dominantes, b) tiges co-dominantes, c) tiges supprimées. Estimés des modèles mixtes non linéaires. Courbe en grands pointillés CLAAG, courbe en petits pointillés CC et courbe en trait plein CC-PB.

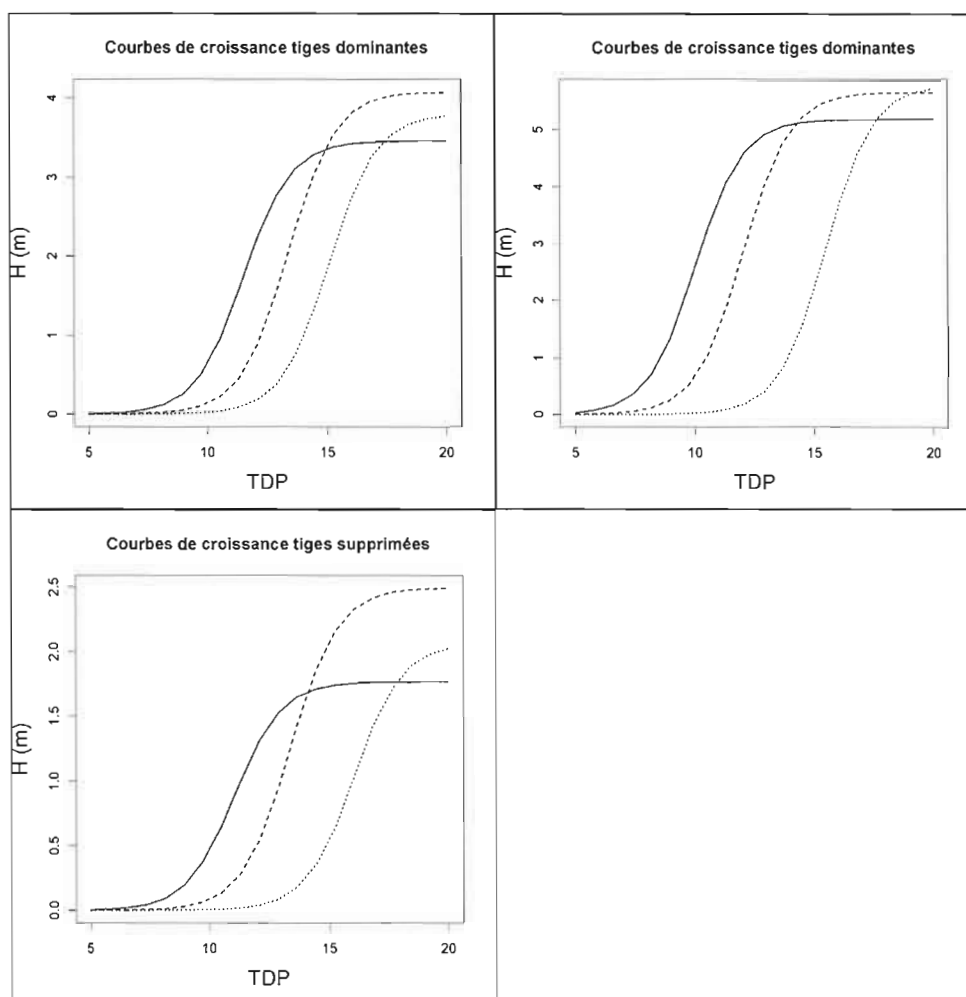
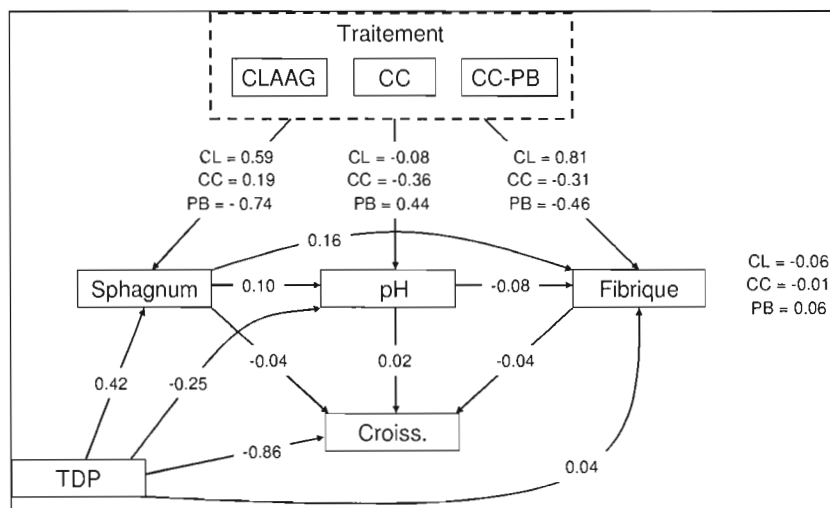


Tableau A.2 Paramètres de courbe logistique par classe de dominance et type de traitement.

		Asym	xmid	scal
Tiges dominantes	CLAAG	5.66 (0.27) a	13.46 (0.95) a	4.28 (0.31) a
	CC	5.79 (0.39) a	17.14 (1.36) b	5.25 (0.44) b
	CC-PB	5.19 (0.38) a	11.24 (1.34) c	3.44 (0.44) c
Tiges co-dominantes	CLAAG	4.08 (0.23) a	14.86 (1.01) a	4.40 (0.39) a
	CC	3.80 (0.34) a	16.75 (1.45) a	5.36 (0.55) b
	CC-PB	3.46 (0.34) b	12.81 (1.44) a	3.70 (0.55) a
Tiges supprimées	CLAAG	2.49 (0.14) a	14.91 (1.17) a	4.60 (0.40) a
	CC	2.06 (0.20) b	17.72 (1.66) b	5.40 (0.57) a
	CC-PB	1.77 (0.20) b	12.39 (1.68) a	3.80 (0.58) a

L'erreur type est indiquée entre parenthèse. Paramètres en caractères gras et avec des lettres différentes sont significativement différents ($P < 0.1$).

Figure A.2 modèle de causalité.



Test C de Fisher $P=0.15$. Sphagnum = recouvrement en sphaigne; TDP = temps depuis perturbation; Fibrique = épaisseur de sol fibrique; Croiss. = croissance de la tige. Les flèches pleines sont les effets directs de causalité. La flèche grise en pointillée représente l'effet indirect de causalité du traitement sur la croissance.

Tableau A.3 : Décomposition des effets de causalité. Coefficients de directions des variables standardisées.

	effet direct	effet indirect	effet total
CL~sph	0.59	-	0.59
CC~sph	0.19	-	0.19
PB~sph	-0.74	-	-0.74
CL~pH	-0.08	0.06	-0.03
CC~pH	-0.36	0.02	-0.34
PB~pH	0.44	-0.07	0.37
CL~fib	0.81	0.10	0.91
CC~fib	-0.31	0.06	-0.25
PB~fib	-0.46	-0.15	-0.61
sph~pH	0.10	-	0.10
sph~fib	0.16	-0.01	0.15
pH~fib	-0.08	-	-0.08
TDP~sph	0.42	-	0.42
TDP~pH	-0.25	0.04	-0.21
TDP~fib	0.04	0.08	0.12
TDP~crois	-0.86	-0.03	-0.89
sph~crois	-0.04	0.00	-0.05
pH~crois	0.02	0.00	0.02
fib~crois	-0.04	-	-0.04
CL~crois	-	-0.06	-0.06
CC~crois	-	-0.01	-0.01
PB~crois	-	0.06	0.06

a~b signifie effet de a sur b. CL=CLAAG. PB-CC-PB. sph = recouvrement en sphaigne ; fib = épaisseur de sol fibrique ; crois = croissance de la tige ; TDP = temps depuis perturbation.